

ISSN 0134-3475

Том 49, Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2023



БИОЛОГИЯ МОРЯ

www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 49, номер 6, 2023

Обзор

- Формирование фауны хрящевых рыб Императорского подводного хребта
В. Н. Долганов 361

Оригинальные статьи

- Динамика видовой структуры фитопланктона в озере Курильское (п-ов Камчатка)
В. В. Суханов, Е. В. Лепская 367
- Структура зоопланктонных сообществ губы Сухое Море (юго-восток Белого моря)
Е. И. Собко, С. И. Климов, Н. В. Неверова, О. Ю. Морева 375
- Динамика потребления зоопланктона трехиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) при разной плотности популяции хищника
Ф. С. Лобырев 386
- Пространственное распределение, размерный и возрастной составы поселений *Mya japonica* Jay, 1857 (Bivalvia: Myidae) в заливе Петра Великого Японского моря
Н. И. Селин 396
- Прокариотный планктон и вирусы в водах пролива Фрама в зимний период
М. П. Венгер, В. Г. Дворецкий, А. В. Ващенко, Т. Г. Ишкулова, Т. М. Максимовская, В. В. Водопьянова 407
- Различия в питании репродуктивно изолированных экотипов косаток (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) в морях Дальнего Востока России
О. А. Филатова, И. Д. Федутин, О. А. Белонович, Е. А. Борисова, Е. В. Волкова, Т. В. Ивкович, М. Е. Исмаил, И. Г. Мещерский, О. В. Титова, С. В. Фомин, О. В. Шпак 417

Contents

Vol. 49, No 6, 2023

Review

- Formation of the Fauna of Cartilaginous Fishes of the Emperor Seamount Chain
V. N. Dolganov 361
-

Original papers

- Dynamics of Phytoplankton Species Structure in the Kurile Lake
(Kamchatka Peninsula)
V. V. Sukhanov and E. V. Lepskaya 367
- The Structure of the Zooplankton Communities in Sukhoe More Bay,
Southeastern White Sea
E. I. Sobko, S. I. Klimov, N. V. Neverova, and O. Yu. Moreva 375
- Dynamics of Zooplankton Consumption by the Three-speed Stickleleback
Gasterosteus aculeatus (Linnaeus, 1758) at Different Densities of the Predator
F. S. Lobyrev 386
- Spatial Distribution, Size and Age Composition of Population of *Mya japonica* Jay, 1857
(Bivalvia: Myidae) in Peter the Great Bay, Sea of Japan
N. I. Selin 396
- Prokaryotic Plankton and Viruses in the Waters of the Fram Strait in the Winter Period
*M. P. Venger, V. G. Dvoretzky, A. V. Vashchenko, T. G. Ishkulova,
T. M. Maksimovskaya, and V. V. Vodopyanova* 407
- Differences in the Nutrition of Reproductively Isolated Ecotypes of Killer Whales
(*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) in the Seas of the Russian Far East
*O. A. Filatova, I. D. Fedutin, O. A. Belonovich, E. A. Borisova, E. V. Volkova,
T. V. Ivkovich, M. E. Ismail, I. G. Meschersky, O. V. Titova,
S. V. Fomin, and O. V. Shpak* 417
-

ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ ИМПЕРАТОРСКОГО ПОДВОДНОГО ХРЕБТА

© 2023 г. В. Н. Долганов* (ORCID: 0000-0002-7898-2521)

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: vndolganov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

После доработки 05.02.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Проведен анализ данных о распространении хрящевых рыб северной части Тихого океана. Показано, что основу фауны Императорского хребта составляют виды Индовестпацифики, которые заселили хребет от побережья Азии. Эпипелагические виды не являются постоянными обитателями региона, а ежегодно мигрируют от материка в океан совместно с массовыми видами рыб, составляющими их кормовую базу. Основу постоянных сообществ хрящевых рыб подводных гор северо-западной части Тихого океана составляют акулы и химеры мезобентопелагиали. Представители нижней мезобентопелагиали заселили Императорский и Гавайский хребты вдоль подводных гор Маркус-Неккер. Менее глубоководные, но адаптированные к достаточно долгому обитанию в толще воды во взрослом состоянии виды верхней мезобентопелагиали, расселяясь к хребту, преодолевали расстояние около 3 тыс. км в пелагиали. Вероятно, таким же путем могли заселять подводные горы Императорского хребта и некоторые акулы нижней мезобентопелагиали. Незначительная эндемичность хрящевых рыб рассматриваемого района (5%) и наличие идентичных и близкородственных видов у южной Японии служат подтверждением того, что миграции этой группы рыб к Императорскому хребту не редки, исключение составляют акулы родов *Squalus* и *Centroscyllium*, которые на хребте дивергировали до уровня новых видов.

Ключевые слова: хрящевые рыбы, Императорский хребет, распространение, миграции, заселение, эндемизм

DOI: 10.31857/S0134347523060025, **EDN:** HDAYLI

О хрящевых рыбах Императорского подводного хребта, как и о путях заселения ими этого района известно очень немного. В литературе представлены неполные предварительные сведения о видовом составе, который нуждается в уточнении (Новиков и др., 1980; Борец, 1986, и др.), и данные по встречаемости на хребте отдельных видов (Долганов, 2018, 2019б). Императорский подводный хребет расположен в северной части Тихого океана и простирается от Гавайского хребта на северо-запад по направлению к Командорским овам (рис. 1). Хребет насчитывает более 50 подводных гор, вершины которых располагаются на глубине 220–2000 м. Южная часть Императорского хребта находится под влиянием Северо-Западного течения, а северная — Алеутского.

Уникальность географического расположения этого подводного хребта, изолированного на тысячи километров от Азии и Америки глубинами 5–6 км, делает крайне интересной историю заселения его хрящевыми рыбами, не имеющими в онтогенезе свободноплавающей икры и личинок.

Вызывает интерес и тот факт, что, несмотря на значительную изоляцию, на хребте обитают не только пелагические, но и придонные виды.

В работе приведен обзор фауны хрящевых рыб Императорского подводного хребта и обсуждаются пути ее формирования.

Основной материал был собран автором в экспедициях Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) в северо-западную часть Тихого океана в 1979–1995 гг. Использованы сборы Л.А. Борца и А.С. Мосичкина, а также фотографии, сделанные сотрудниками ТИНРО И.В. Мальцевым и К.А. Карякиным в ходе рейсов 2011–2017 гг. На Императорском хребте сборы проводились преимущественно южнее 37° с.ш. (подводные горы Кинмей, Милуоки, Коко, Колахан и др.), сведения о встречаемости в районе хребта видов, отсутствующих в уловах ТИНРО, взяты из обзорных работ по хрящевым рыбам (Compagno, 1984; Last, Stevens, 2009).

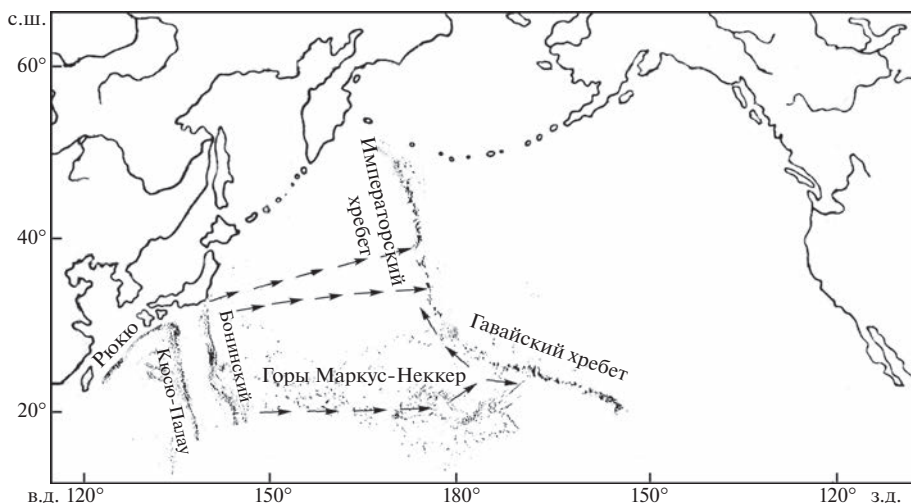


Рис. 1. Карта-схема расположения подводных хребтов северной части Тихого океана и предполагаемых путей заселения этого района хрящевыми рыбами.

Фауна хрящевых рыб подводного Императорского хребта

Рассматриваемые в работе виды расположены в систематическом порядке, предложенным Дж. Нельсоном (2009). Для каждого вида приведены полные сведения о количестве изученных экземпляров, их размерах и половой принадлежности, а также дате, месте и глубине поимки. Вертикальная зональность океанических биотопов дана согласно общепринятой схеме (Парин, 1988).

Семейство Rhinochimaeridae

Rhinochimaera pacifica (Mitsukuri, 1895) — тихоокеанская носатая химера

Созревающий самец *TL* 1000 мм, юго-восточное побережье о-ва Сахалин, 22.06.1997 г., донный трал, глубина 1093–1280 м, коллектор В.Н. Долганов. Взрослый самец *TL* 1053 мм, Императорский хребет, гора Кинмей, 22.06.1981 г., донный трал, глубина 420 м, коллектор А.С. Мосичкин.

Семейство Chimaeridae

Chimaera owstoni Tanaka, 1905 — химера Овстона

5 экз., *TL* 420–738 мм, Императорский хребет, гора Кинмей, 1979–1982 гг., донный трал, глубины 290–530 м, коллекторы Л.А. Борец, В.Н. Долганов, А.С. Мосичкин.

Семейство Odontaspidae

Odontaspis ferox (Risso, 1810) — песчаная тигровая акула

Голова самца *TL* 2.7 м, Императорский хребет, г. Кинмей, 1981 г., донный трал, коллектор А.С. Мосичкин.

Семейство Pseudocarchariidae

Pseudocarcharias kamoharai (Matsubara, 1936) — крокодиловая акула

Половозрелая самка *TL* 1045 мм, Южные Курильские о-ва, 43°44 с.ш., 148°16 в.д., 30.09.1979 г., пелагический трал, горизонт лова 20 м. Половозрелая самка *TL* 1104 мм, Императорский хребет, гора Кинмей, август 1979 г., пелагический трал, глубина 10–50 м. Коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Alopiidae

Alopias superciliosus (Lowe, 1841) — большеглазая лисья акула

Самец *TL* 3240 мм, 32°04 с.ш., 173°06 в.д., 3.08.1979 г., Императорский хребет, пелагический трал, глубина 50–120 м, коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Lamnidae

Isurus oxyrinchus Rafinesque, 1810 — короткопояр мако

3 экз., *TL* 1774–2135 мм, северо-западная часть Тихого океана, Императорский хребет, июль–август 1979 г., глубина 35–150 м, пелагический трал, коллектор В.Н. Долганов.

Lamna ditropis Hubbs et Follett,

1947 — тихоокеанская сельдевая акула

78 экз., *TL* 909–2470 мм, северо-западная часть Тихого океана, Императорский хребет, 1979–1982 гг., глубина 5–220 м, пелагический трал, коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Scyliorhinidae

Apristurus fedorovi Dolganov, 1985 — кошачья акула Федорова

Голотип: ЗИН № 46980, взрослый самец *TL* 554 мм, 7.12.1982 г., тихоокеанское побережье Японии, 39°50 с.ш., 142°48 в.д., глубина 1200 м, коллектор Б.А. Шейко. Паратип: Музей ТИНРО № 752, взрослая самка *TL* 596 мм, 23.09.1979 г., Императорский хребет, гора Джингу, 38°46 с.ш., 171°11 в.д., глубина 870 м, коллектор Л.А. Борец.

Дополнительный материал: 37 экз. *TL* 232–711 мм, Тихоокеанское побережье Японии, подводные хребты Императорский и Маркус-Неккер, 1979–1982 гг., глубина 790–1400 м, коллекторы Л.А. Борец, В.Н. Долганов.

Семейство Pseudotriakidae

Pseudotriakis microdon Capello,
1868 – мелкозубая акула

Голова самца, длина до первой жаберной щели 370 мм, Императорский хребет, гора Милуоки, донный трал, 1981 г., коллектор А.С. Мосичкин.

Семейство Carcharhinidae

Prionace glauca L., 1758 – синяя акула

7 экз. *TL* 1257–2090 мм, южная часть Императорского хребта, 1979–1982 гг., пелагический трал, глубина 30–140 м, коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Chlamydoselachidae

Chlamydoselachus anguineus Garman,
1884 – плащеносная акула

Половозрелая самка *TL* 1343 мм, 32°01 с.ш., 173°14 в.д., 6.07.1979 г., Императорский хребет, гора Кинмей, пелагический трал, глубина 50–100 м, коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Hexanchidae

Hexanchus griseus (Bonnaterre, 1788) –
шестижаберная акула

Голова самца, длина до первой жаберной щели 300 мм, челюсти самки *TL* 3.6 м, Императорский хребет, гора Милуоки, донный трал, 1981 г., коллектор А.С. Мосичкин.

Notorynchus cepedianus (Peron, 1807) –
семижаберная акула

Челюсти и образец кожи самца *TL* 1.2 м, Императорский хребет, гора Милуоки, донный трал, глубина 340 м, 1981 г., коллектор А.С. Мосичкин.

Семейство Echinorhinidae

Echinorhinus cookei Pietschmann, 1928 –
мелкошипая акула

Голова самки, длина до первой жаберной щели 610 мм, южная часть Императорского хребта, донный трал, 1982 г., коллектор Л.А. Борец.

Семейство Squalidae

Squalus boretzii Dolganov, 2019 –
колючая акула Борца

Голотип: взрослый самец *TL* 710 мм, ЗИН № 56397, 35°31 с.ш., 171°05 в.д., 14.06.2009 г., Императорский хребет, гора Коко, НПС “Антиас”, глубина 475–525 м, ярус, коллектор И.Ю. Спирин. Паратипы: самец *TL* 357 мм, ЗИН № 56398, 35°19 с.ш., 171°45 в.д., 13.04.2010 г., Императорский хребет, гора Коко, НИС “ТИНРО”, глубина 351–357 м, донный трал, коллектор А.А. Баланов; самка *TL* 370 мм, ЗИН № 56399, 35°16 с.ш., 171°46 в.д., 13.04.2010 г., Императорский хребет, гора Коко, НИС “ТИНРО”, глубина 348–361 м,

донный трал, коллектор А.А. Баланов. Дополнительный материал: 19 экз. *TL* 445–952 мм, 31°59–34°58 с.ш., 171°49–173°11 в.д., июль–август 1979 г., Императорский хребет, подводные горы Кинмей и Милуоки, разноглубинный трал, глубина 100–370 м, коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Etmopteridae

Centroscyllium excelsum Shirai et Nakaya, 1990

Половозрелая самка *TL* 537 мм, 35°06 с.ш., 171°36 в.д., 2.07.1981 г., Императорский хребет, гора Кинмей, донный трал, глубина 550 м, коллектор А.С. Мосичкин.

Etmopterus pusillus (Lowe, 1839) –
гладкий этмоптерус

43 экз. *TL* 350–542 мм, южная часть Императорского хребта, июль–август 1979 г., донный трал, глубина 240–520 м, коллектор В.Н. Долганов.

Etmopterus lucifer Jordan et Snyder, 1902 –
акула-люцифер

78 экз. *TL* 305–466 мм, Императорский хребет и тихоокеанское побережье Японии, 1979–1980 гг., донный трал, глубина 360–740 м, коллектор В.Н. Долганов.

Etmopterus villosus Gilbert, 1905 –
гавайский этмоптерус

16 экз. *TL* 368–652 мм, 18°20–24°10 с.ш., 150°01–171°55 в.д., август 1979 г., подводные горы Маркус-Неккер, донный трал, глубина 960–1250 м, коллектор Л.А. Борец. Самец *TL* 45 см из желудка плащеносной акулы, выловленной у горы Кинмей 6.07.1979 г., коллектор В.Н. Долганов. Фото И.В. Мальцева, сделанные летом 2017 г. в рейсе ярусолова “Палмер” в южной части Императорского хребта.

Etmopterus parini Dolganov et Balanov, 2018 –
этмоптерус Парина

Голотип: ЗИН № 56308, *TL* 376 мм, взрослая самка, 30.04.2010 г., открытые воды северо-западной части Тихого океана, 38°59 с.ш., 161°00 в.д., пелагический трал, горизонт лова 0–110 м. Паратип: ЗИН № 56309, *TL* 341 мм, самка, 3.05.2010 г., открытые воды северо-западной части Тихого океана, 38°00 с.ш., 158°03 в.д., пелагический трал, горизонт лова 0–100 м, коллектор А.А. Баланов.

Семейство Somniosidae

Somniosus pacificus Bigelow et Schroeder, 1944 –
тихоокеанская полярная акула

51 экз. *TL* 1460–3750 мм, северо-западная часть Тихого океана и Императорский хребет, 1979–1995 гг., донный трал, глубина 430–1340 м, коллектор В.Н. Долганов.

Zameus squamulosus (Gumther, 1877) –
бархатная колючая акула

Половозрелая самка *TL* 684 мм, 40°32 с.ш., 152°30 в.д., 18.06.1979 г.; половозрелая самка

TL 680 мм, 40°40 с.ш., 150°10 в.д., 20.06.1979 г., открытые воды северо-восточной части Тихого океана, пелагический трал, глубина 5500–6000 м, горизонт лова 6–15 м, коллектор В.Н. Долганов. Фото К.А. Карякина из уловов в южной части Императорского хребта.

Семейство Dalatiidae

Dalatias licha (Bonnaterre, 1788) – черная акула

3 экз. *TL* 502–1520 мм, Императорский хребет, гора Милуоки, сентябрь 1979 г., донный трал, глубина 300–350 м, коллектор Л.А. Борец.

Isistius brasiliensis (Quoy et Gaimard, 1824) – сигарная акула

Самка *TL* 452 мм, Южные Курильские о-ва, 43°45 с.ш., 149°17 в.д., 18.07.1978 г., пелагический трал, горизонт лова 10 м. Самец *TL* 397 мм, южная часть Императорского хребта, 38°53 с.ш., 171°12 в.д., июль 1979 г., пелагический трал, горизонт лова 20 м, коллектор В.Н. Долганов.

Семейство Torpedinidae

Torpedo californica Ayres, 1855 – тихоокеанский электрический скат

Самка *TL* 905 мм, Курильские о-ва, 43°45 с.ш., 148°32 в.д., горизонт лова 10–50 м, пелагический трал, 14.07.1978 г., коллектор В.Н. Долганов. Самки *TL* 1028 мм и 655 мм, Императорский хребет, 35°16'6 с.ш., 171°31'4 в.д., глубина 290–360 м, донный трал, 18.08.1981, коллектор А.С. Мосичкин.

4 самца *TL* 372–692 мм, 2 самки *TL* 338–623 мм, побережье Северной Америки, 36°58–46°49 с.ш., 122°32–126°21 з.д., глубина 100–150 м, донный трал, 1981–1983 гг., коллекторы В.М. Пашенко, М.А. Степаненко.

Семейство Dasyatidae

Pteroplatytrygon violacea (Bonaparte, 1832) – пелагический хвостокол

7 экз. *TL* 898–1295 мм, *DW* 412–597 мм, северо-западная часть Тихого океана, Императорский хребет, пелагический трал, горизонт лова 0–80 м, коллекторы В.Н. Долганов, А.Н. Артемов.

В распоряжении автора были 26 видов хрящевых рыб с подводных гор Императорского хребта. В рейсовых отчетах упоминались поимки еще нескольких видов: *Carcharhinus obscurus*, *Carcharhinus* sp., *Centroscyttus owstoni*, *Hydrolagus mitsukurii*, *H. purpureus* и *Manta birostris*, однако из-за отсутствия описаний или фото невозможно проверить достоверность их идентификации. В обобщающих обзорных работах по фауне хрящевых рыб Тихого океана для вод этого региона приводятся еще 11 видов широко распространенных пелагических акул: *Alopias pelagicus*, *A. vulpinus*, *Rhiniodon typus*, *Cetorhinus maximus*, *Carcharodon carcharias*, *Carcharhinus falciformis*, *C. longimanus*, *Galeocerdo cuvier*, *Triaenodon obesus*, *Sphyrna zygaena* и *Euprotomiscrus bispinatus* (Compagno, 1984; Last, Stevens, 2009).

Таким образом, известное к настоящему времени общее число хрящевых рыб Императорского подводного хребта составляет около 40 видов, относящихся к 34 родам и 19 семействам. Среди них 16 эпипелагических видов (*Pseudocarcharias kamoharai*, *Alopias superciliosus*, *A. pelagicus*, *A. vulpinus*, *Rhiniodon typus*, *Cetorhinus maximus*, *Carcharodon carcharias*, *Isurus oxyrinchus*, *Lamna ditropis*, *Carcharhinus falciformis*, *C. longimanus*, *Prionace glauca*, *Galeocerdo cuvier*, *Triaenodon obesus*, *Sphyrna zygaena* и *Pteroplatytrygon violacea*); два эпимезопелагических (*Isistius brasiliensis* и *Euprotomiscrus bispinatus*); девять видов верхней мезобентопелагиали (*Notorynchus cepedianus*, *Odontaspis ferox*, *Squalus boretzji*, *Etmopterus lucifer*, *E. pusillus*, *E. parini*, *Zameus squamulosus*, *Torpedo californica* и *Chimaera owstoni*), а также 10 видов нижней мезобентопелагиали (*Chlamydoselachus anguineus*, *Hexanchus griseus*, *Apristurus fedorovi*, *Pseudotriakis microdon*, *Echinorhinus cookei*, *Etmopterus villosus*, *Centroscyllium excelsum*, *Somniosus pacificus*, *Dalatias licha* и *Rhinochimaera pacifica*). Среди перечисленных видов только два эндемичных (*C. excelsum* и *S. boretzji*). По частоте встречаемости и численности значительно выделяются *P. glauca*, *L. ditropis*, *S. boretzji*, *E. lucifer*, *E. pusillus* и *Ch. owstoni*.

Формирование фауны хрящевых рыб Императорского хребта

Заселение подводных гор Императорского хребта происходило (и происходит ныне) от побережья Азии фауной индовостпаоцифического происхождения. Это подтверждается отсутствием в водах Северной Америки представителей родов *Chimaera*, *Etmopterus*, *Squalus* и др. группы “bleinvillei”. Направление Северо-Тихоокеанского течения и наличие подводных гор Маркус-Неккер, протянувшихся от подводных хребтов южной Японии (Бонинский, Кюсю-Палау, Рюкю) до Гавайского и Императорского хребтов – важнейшие факторы, определяющие заселение Императорского хребта от Азии. Отсутствие здесь скатов подотряда *Rajoidei* показывает, что сухопутных или мелководных “мостов”, соединяющих хребет с материками, никогда не существовало.

Эпипелагические акулы не обитают постоянно над подводными горами этого района. Многолетние наблюдения автора и анализ рейсовых отчетов ТИНРО показали, что массовые виды появляются здесь во время летней нагульной миграции от побережья Азии, сопровождая стаи скумбрии, сардины и других рыб эпипелагиали. В отличие от них, мезобентопелагические виды являются постоянными членами экологических сообществ подводного хребта.

Заселение Императорского хребта видами нижней мезобентопелагиали вдоль подводного хребта Маркус-Неккер не вызывает сомнений,

так как *A. fedorovi* и *E. villosus* обнаружены на всем его протяжении (Долганов, 1985, 2019a). Расстояния между горами хребта, изолированными за пределами для этих рыб глубинами, составляют десятки и сотни километров, что доказывает способность видов нижней мезобентопелагиали значительное время находиться вне связи с дном. Это относится и к поведению акул на горах Императорского хребта, где они регулярно встречаются в толще воды; даже глубоководная плащеносная акула *Ch. anguineus* была поймана при аварийной постановке пелагического трала у горы Кинмей на глубине 50–100 м.

Отсутствие акул верхней мезобентопелагиали на глубоководном хребте Маркус-Неккер показывает, что к Императорскому хребту они мигрировали другим способом, преодолев в пелагиали расстояние в 3 тыс. км. Это подтверждают пойманные во время работ в северо-западной части Тихого океана в верхней эпипелагиали над глубинами 5–6 км на расстоянии 500–2000 км от Японии (поодиночке) две особи *Z. squamulosus*, две — *E. parini* и одна особь *T. californica* (Долганов, 2015, 2016; Долганов, Баланов, 2018). Эти взрослые особи были выловлены у поверхности в темное время суток. Характер питания данных видов указывает на использование как эпипелагических кормовых объектов (скупбрия, сардина-иваси и др.), так и мезопелагических (анчоусы, кальмары и осьминоги). Таким образом, поимки взрослых особей верхнего горизонта мезобентопелагического сообщества, наиболее хороших пловцов, мигрирующих ночью в эпипелагиаль, являются хотя и редкими, но не случайными. Они показывают, что хрящевые рыбы верхней мезобентопелагиали, сопровождая в океане массовых рыб и головоногих моллюсков эпимезопелагиали, могут регулярно достигать южных гор Императорского подводного хребта. Данное предположение доказывает и таксономическая однородность наиболее массовых видов акул (*A. fedorovi*, *E. pusillus* и *E. lucifer*) Японии и Императорского хребта, а также наличие у эндемиков Императорского хребта *C. excelsum* и *S. boretzi* (см. Долганов, 2019б; Shirai, Nakaya, 1990) близких видов у южной Японии (соответственно *C. kamoharai* и акул рода *Squalus* группы “bleinvillei”). На возможность относительно регулярных миграций от побережья Азии указывает и незначительное количество эндемиков хрящевых рыб на хребте (около 5%), в то время как на подводных хребтах Наска и Сала-и-Гомес эндемизм фауны достигает 40% (Парин, 1988). Кроме того, все виды хрящевых рыб верхней мезобентопелагиали Императорского подводного хребта обладают определенными адаптациями к обитанию в толще воды. Например, у взрослых особей химеры *Ch. owstoni* и электрического ската *T. californica* большая печень, придающая рыбам хорошую плавучесть. Бархатная акула

Z. squamulosus обладает очень мелкой близко сидящей чешуей с продольными гребнями и заметно редуцированными шипами спинных плавников. Шипики на теле *Etmopterus parini* сильно разрежены и, как и у *E. lucifer*, в хвостовой части образуют продольные ряды, а у *E. pusillus* вершины шипиков полностью редуцированы. Идеальный регион для выработки подобных адаптаций — древние подводные хребты с большим количеством островов, расположенные южнее Японии (Бонинский, Кюсю-Палау и Рюкю), откуда по течению Куроисио и начинается миграционный путь хрящевых рыб и их кормовой базы к подводным хребтам центральной части Северной Пацифики. Именно в этом регионе наблюдается максимальное число видов родов *Apristurus*, *Etmopterus* и *Centroscyllium* с хорошо выраженной редукцией покровного вооружения.

Почти полное отсутствие ошипления у *C. excelsum* и близкого к нему вида *C. kamoharai* южной Японии не исключает вариант пелагической миграции к подводным горам Императорского хребта и акул нижней мезобентопелагиали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имеющиеся к настоящему времени сведения о видовом разнообразии хрящевых рыб Императорского подводного хребта не являются исчерпывающими, однако экспедиции последних лет практически не добавили новых сведений к полученным автором в 1979–1995 гг. Данная базовая информация показывает, что хрящевые рыбы заселяли Императорский хребет от побережья Азии, где у южной Японии, в районе подводных хребтов Рюкю, Кюсю-Палау и Бонинский придонные акулы и электрические скаты смогли частично освоить пелагиаль. Это позволило им расселиться до Императорского и Гавайского подводных хребтов, где некоторые из видов дивергировали до уровня самостоятельных. Эпипелагические виды не являются постоянными обитателями региона, они ежегодно мигрируют от материка в океан вместе с массовыми видами рыб, образующими их кормовую базу. Основу постоянных сообществ хрящевых рыб подводных гор северо-западной части Тихого океана составляют акулы и химеры мезобентопелагиали. Представители нижней мезобентопелагиали заселили Императорский и Гавайский хребты вдоль подводных гор Маркус-Неккер. Менее глубоководные, но адаптированные к достаточно долгому обитанию во взрослом состоянии в толще воды виды верхней мезобентопелагиали, расселяясь к хребту, преодолевали в пелагиали расстояние около 3 тыс. км. Вероятно, таким же путем могли заселять подводные горы Императорского хребта и некоторые акулы нижней мезобентопелагиали. Незначительная эндемичность хрящевых рыб рассматриваемого района

(около 5%) и наличие идентичных и близкородственных видов у южной Японии подтверждают, что миграции хрящевых рыб, за исключением акул родов *Squalus* и *Centroscyllium*, к Императорскому хребту в пелагиали не редки.

Приведенные в обзоре сведения необходимы для полного ихтиогеографического анализа талассобатиали Мирового океана.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А. Ихтиофауна Северо-Западного и Гавайского подводных хребтов // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. № 2. С. 208–220.
- Долганов В.Н. Новый вид кошачьей акулы из северо-западной части Тихого океана // Биол. моря. 1985. № 3. С. 64–65.
- Долганов В.Н. Тихоокеанский электрический скат *Torpedo (Tetronarce) californica* Ayres, 1855 — первый представитель отряда Torpediniformes в водах России с замечаниями о формировании его ареала // Биол. моря. 2015. Т. 41. № 4. С. 264–268.
- Долганов В.Н. О поимке глубоководной акулы *Zameus squatulosus* (Somniosidae, Squaloformes) в эпипелагиали северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 153–154.
- Долганов В.Н. О поимке глубоководной акулы *Chlamydoselachus anguineus* (Chlamydoselachidae) на Императорском (Северо-Западном) подводном хребте // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 68–69.
- Долганов В.Н. О малоизвестных акулах *Etmopterus villosus* (Etmopteridae) и *Scymnodalatias sherwoodi* (Somniosidae) из Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 2019a. Т. 59. № 2. С. 242–247.
- Долганов В.Н. *Squalus boretzji* sp. n. (Squalidae) — новый вид сквалидных акул с Императорского подводного хребта (Тихий океан) // Биол. моря. 2019b. Т. 45. № 4. С. 279–285.
- Долганов В.Н., Баланов А.А. *Etmopterus parini* sp. n. (Squaliformes, Etmopteridae) — новый вид акул из северо-западной части Тихого океана // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 6. С. 427–430.
- Нельсон Д.С. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком. 2009. 876 с.
- Новиков Н.П., Кодолов Л.С., Гаврилов Г.М. Предварительный список рыб Императорского подводного хребта. Рыбы открытого океана. М.: Изд. ИО АН СССР. 1980. С. 32–35.
- Парин Н.В. Рыбы открытого океана. М.: Наука. 1988. 272 с.
- Compagno L.J.V. FAO species catalogue. V. 4: Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes // FAO Fish. Synop. № 125. 1984. V. 4. Pt. 1. P. 1–249.
- Last P.R., Stevens J.D. Sharks and rays of Australia. Melbourne: CSIRO. 2009. 656 p.
- Shirai S., Nakaya K. A new squalid species of the genus *Centroscyllium* from the Emperor Seamount Chain // Jpn. J. Ichth. 1990. V. 36. № 4. P. 391–398.

Formation of the Fauna of Cartilaginous Fishes of the Emperor Seamount Chain

V. N. Dolganov

Zhirmunsky National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

The presented data on distribution of cartilaginous fishes in the northern Pacific Ocean show that the core of the fauna of the Emperor Seamount Chain includes Indo-West Pacific species that inhabited the ridge from the coast of Asia. Epipelagic species are not permanent residents of the region, but annually migrate from the mainland to the ocean together with common abundant fish species that form their food supply. Sharks and chimaeras of the meso-benthopelagic zone constitute the basis of permanent cartilaginous fish communities of the seamounts of the Northwestern Pacific. Representatives of the lower meso-benthopelagic zone populated the Hawaiian and Emperor Seamount Chains along with the Markus-Necker Ridge. Less deep-sea, but adapted to a fairly long-term dwelling in the water column in the adult state, the species of the upper meso-benthopelagic zone, spreading towards the ridge, covered a distance of about 3000 km in the pelagic zone. Probably, some sharks of the lower meso-benthopelagic zone could inhabit the underwater mountains of the Emperor Seamount Chain in the same way. The low endemism of cartilaginous fishes in the considered area (5%) and the presence of identical and closely related species in southern Japan do not allow us to regard migrations to the Emperor ridge as rare, with the exception of sharks of the genera *Squalus* and *Centroscyllium*, which diverged on the seamounts to the level of new species.

Keywords: cartilaginous fishes, Emperor Seamount Chain, distribution, migrations, settlement, endemism

УДК 574.583+574.34

ДИНАМИКА ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ КУРИЛЬСКОЕ (П-ОВ КАМЧАТКА)

© 2023 г. В. В. Суханов^{1,2,*} (ORCID: 0000-0003-1821-5301), Е. В. Лепская³ (ORCID: 0000-0001-7990-0252)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690001 Россия

³Камчатский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

*e-mail: vsukhan@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 19.06.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Изучена видовая структура доминантного сообщества одноклеточных водорослей, обитающих в нерестово-нагульном лососевом оз. Курильское (юг п-ва Камчатка). Показано, что эта структура хорошо описывается моделью Мотомуры. Коэффициент геометрической прогрессии не отличается достоверно от значения, предписываемого моделью, которая базируется на гипотезе стохастического остатка. Рассчитан ряд интегральных показателей, характеризующих видовую структуру. Выявлены типичные и необычные корреляционные связи между этими интегральными индексами. Обнаружены межгодовые и внутригодовые циклические колебания величины показателей.

Ключевые слова: гипотеза преимущественного захвата, гипотеза стохастического остатка, расчет скорости сукцессии, спектральная плотность

DOI: 10.31857/S0134347523060098, EDN: HAECKI

Цель данной работы состояла в изучении видовой структуры озерного фитопланктонного сообщества. Эта структура была изучена как в динамике, в двух временных масштабах, так и в статике, усредненно по времени. Виды, входящие в это сообщество, не рассматривались индивидуально, по отдельным видам картина получалась запутанной и плохо интерпретируемой. Строение доминантной части планктонного фитоценоза описано при помощи ряда интегральных показателей, характеризующих его структуру в целом. Кроме того, предстояло проверить относительно недавно выдвинутую гипотезу стохастического остатка и работоспособность нового индекса, позволяющего измерять скорость экологической сукцессии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оз. Курильское расположено на юге п-ва Камчатка на высоте около 150 м над уровнем моря. Максимальная глубина — 316 м, средняя — 180 м (Ресурсы..., 1966). Это водоем кальдерного типа (Остроумов, 1985) с площадью зеркала 77.1 км² (Ресурсы..., 1966), слабо развитой литоральной зоной (Николаев, Николаева, 1991) и периодом

водообмена 18 лет (Пономарев и др., 1986). Озеро служит нерестово-нагульным водоемом тихоокеанского лосося *Oncorhynchus nerka* Walbaum, который является главным источником аллохтонного фосфора в озере (Крохин, 1967).

В основу настоящей работы легли данные по численности и биомассе водорослей структурообразующего (доминантного) комплекса планктонного фитоценоза. Всего за период наблюдений обработано около 2500 проб, которые отбирали батометром Нансена на станции в центральной части озера с двенадцати горизонтов в слое 0–200 м (зона обитания зоопланктонного сообщества). Предварительно доказано, что выбор этой станции в качестве реперной является правильным и достаточным (Лепская и др., 2004). Численность “живых” водорослей определяли по существующей методике (Сорокин, Павельева, 1972), биомассу каждого вида рассчитывали, исходя из его численности и измеренного клеточного объема.

Видовую структуру планктонного фитоценоза оз. Курильское формировали 6 видов диатомовых. В соответствии с современными представлениями о систематике диатомовых, доминирующий вид отнесен к *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.)

Haworth; субдоминанты первого порядка к *Stephanodiscus alpinus* Hust. и *Cyclotella tripartita* Håkansson. Идентификация субдоминантов второго порядка *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., а также видов рода *Fragilaria* сомнений никогда не вызывала (Воронихин, 1937; Kurohagi, 1962). Вопрос о видовой принадлежности мелкоклеточной диатомеи из рода *Synedra* (*Synedra* cf. *tabulata*) остается пока открытым (Лепская, 2004).

Ранее разработано детальное обоснование математической модели, описывающей распределение конкурирующих видов по их обилию в сообществе, которое находится в стохастической внешней среде (Суханов, 2002). Эта модель представляет собой простую геометрическую прогрессию, называемую также моделью Мотомуры (Motomura, 1947). Она описывает ранговое распределение видов по их обилию X_i в сообществе:

$$X_i = X_1 q^{i-1},$$

где $i = 1, 2, \dots$ — ранг вида (номер в списке, где все виды отсортированы по убыванию обилия); параметры $X_1, q = \text{const}$. Уиттекером (Whittaker, 1972) найдена биологическая трактовка этой модели. В соответствии с его гипотезой преимущественного захвата ниши, все конкурирующие виды используют один и тот же ограниченный ресурс среды. Самый конкурентоспособный вид может захватить некую U -ю долю от общего ресурса. Этот вид становится доминантом сообщества. Второй вид захватывает точно такую же U -ю долю, но только от той части общего ресурса, которая досталась ему после первого вида. Этот вид становится субдоминантом. Третий вид захватывает U -ю долю от остатка, доставшегося ему после 1-го и 2-го видов, и так далее. Если обилие вида прямо пропорционально количеству общего ресурса, которое ему удалось захватить, то последовательность таких конкурирующих видов, ранжированных по убыванию обилия, образует геометрическую прогрессию Мотомуры. Коэффициент этой прогрессии равен $q = 1 - U$.

Внешняя среда, влияющая на видовое обилие, случайно флуктуирует во времени и пространстве. Эти стохастические флуктуации приводят к непрерывному нарушению плотностной регуляции. В результате усиливается неэффективность использования ресурса доминирующим видом. В одних локальностях создается избыточная скученность особей, приводящая к чрезмерной внутривидовой конкуренции, в других возникает недостаток потребителей, ресурс недоиспользуется доминирующим видом и появляется возможность потребления этого не полностью эксплуатируемого ресурса другим, более слабым субдоминирующим видом данного сообщества. Этот вид-субдоминант тоже подвергается случайным воздействиям внешней среды, которые также

снижают эффективность утилизации им ограниченного ресурса. В разреженных локальностях появляются свободные “вакансии” для других, еще более слабых видов сообщества, и так далее. Такая схема, объясняющая специфическую видовую структуру сообщества, названа гипотезой стохастического остатка (Суханов, 2002).

Если перевести описанный механизм на язык формул, воспользовавшись распределением Пуассона, то нетрудно доказать, что коэффициент геометрической прогрессии в модели Мотомуры-Уиттекера должен быть равным $q = \exp(-1) = 0.368$. Соответственно, доля захвата ресурса должна быть равной $U = 1 - q = 1 - \exp(-1) = 0.632$.

В данной работе гипотезу стохастического остатка проверили на реальном материале планктонного фитоценоза оз. Курильское. Оценку коэффициента прогрессии проводили по формуле

$$q = \sum_{i=1}^{S-1} (X_{i+1}/X_i)/(S-1),$$

где X_i — обилие вида i -го ранга, S — общее число видов в пробе.

Важно подчеркнуть, что изучаемое сообщество удовлетворяет требованиям, на основе которых была выведена проверяемая модель. Во-первых, все виды, входящие в фитоценоз, могут находиться по отношению друг к другу только в конкурентных взаимодействиях большей или меньшей степени жесткости, и это не нужно специально доказывать. Во-вторых, общее число видов в этом сообществе равно всего лишь шести, то есть, невелико.

Кроме доли захвата ресурса в качестве интегральных характеристик сообщества были выбраны еще два показателя: суммарное обилие в ценозе и его видовое разнообразие. Последний показатель вычисляли по формуле Симпсона в трактовке Гибсона:

$$D = 1 / \sum_{i=1}^S p_i^2,$$

где p_i — доля i -го вида в суммарном обилии сообщества (Песенко, 1982).

В экологии для этой цели чаще всего используют информационный индекс Шеннона. Мы считаем, что этот индекс обладает двумя фатальными недостатками. Во-первых, теоретико-информационная интерпретация экологических фактов, начатая теоретиками еще в 60-х годах прошлого века (количество битов на особь, энтропия, негэнтропия, шум в каналах связи и т.п.), за прошедшие полвека так и не привела к новым содержательным результатам, то есть оказалась бесплодной. Во-вторых, этот информационный индекс не выдерживает “предельного перехода” — необходимого условия для того, чтобы теория или

формула считалась научной. Этот критерий сформулировали физики в начале XX века. Суть его состоит в том, что правильная формула в некотором вырожденном, предельном виде превращается в ее упрощенный вариант, придуманный предшествующими поколениями ученых. Так, например, теория относительности Эйнштейна в вырожденном случае, когда скорость света считается бесконечной, превращается в теорию небесной механики Ньютона.

Формула Симпсона, конечно, проще теории относительности, но в отличие от индекса Шеннона, она выдерживает требование “предельного перехода”. Устроим ей такую проверку.

Допустим, что все виды в нашей пробе равнообильны, то есть, характеризуются одинаковыми биомассами. Тогда доля биомассы каждого из S видов, обнаруженных в пробе, равна $p_i = 1/S$. Подставим эту величину в формулу Симпсона и получим $D = S$: сколько равноправных видов обнаружено, столько и дает индекс Симпсона. Иными словами, в предельном случае, когда все виды в пробе равноценны по обилию, видовое разнообразие по Симпсону становится в точности таким же, как и видовое богатство пробы — классический показатель, издавна использующийся для характеристики многообразия жизни.

Рассогласование между индексами D и S появляется тогда, когда суммарное обилие пробы распределяется между видами неравноправно. Чем больше такое неравенство, тем более резким становится неравенство $D < S$. В предельном случае с монодоминантным сообществом (например, в пробе найдены два вида с соотношением численностей 100 : 1) показатель Симпсона стремится к своему минимальному значению, равному единице. Это тоже интуитивно правильный результат: в пробе реально присутствует лишь один вид, а вторым можно вовсе и пренебречь из-за его малочисленности.

Таким образом, индекс видового разнообразия Симпсона можно трактовать следующим образом. Этот показатель дает такую оценку видового многообразия в пробе, как если бы это было просто число встреченных видов, причем все эти виды были бы равноправными, то есть, представленными в пробе одинаковыми обилиями (Песенко, 1982).

Отдельное внимание в исследовании было уделено тестированию метода, позволяющего оценивать скорость экологической сукцессии. Здесь мы опирались на наши предыдущие разработки (Плетнев, Суханов, 2006).

Скорость убывания сходства в видовой структуре сообщества по мере продвижения по оси времени можно трактовать как скорость изменения облика сообщества, т.е. как скорость экологической сукцессии. Пусть мы смогли вычислить

степень различий в видовой структуре сообщества между двумя ближайшими друг к другу моментами времени. В нашем случае в качестве меры таких различий можно использовать индекс Роджерса—Танимото: $Dif(t_1, t_2) = -\ln(R(t_1, t_2))$, где $R(t_1, t_2)$ — индекс сходства между видовыми структурами сообщества, зарегистрированными в два последовательных момента времени t_1 и t_2 . В качестве такого индекса сходства можно взять коэффициент корреляции Пиаанки:

$$R(t_1, t_2) = \frac{\sum_{i=1}^S p_i(t_1)p_i(t_2)}{\sqrt{\sum_{i=1}^S p_i^2(t_1)\sum_{i=1}^S p_i^2(t_2)}},$$

где $p_i(t_1)$, $p_i(t_2)$ — доля i -го вида в суммарном обилии сообщества в моменты времени t_1 и t_2 .

Определим скорость экологической сукцессии как

$$V(t) = Dif(t_1, t_2)/(t_2 - t_1),$$

где момент времени $t = (t_1 + t_2)/2$ соотнесем к середине интервала между t_1 и t_2 . Размерность величины $V(t)$ равна размерности $[1/t]$.

И, наконец, последнее методическое замечание. Для выявления циклических колебаний в динамике сообщества применяли спектральный анализ. Перед расчетом спектральной плотности динамический ряд превращали в стационарный путем вычитания из него средней арифметической и линейного тренда.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 показана усредненная ранговая кривая сообщества. Из нее изъята последняя, шестая точка, поскольку самый редкий вид (*Fragilaria-complex*) очень часто в пробах отсутствовал и по-

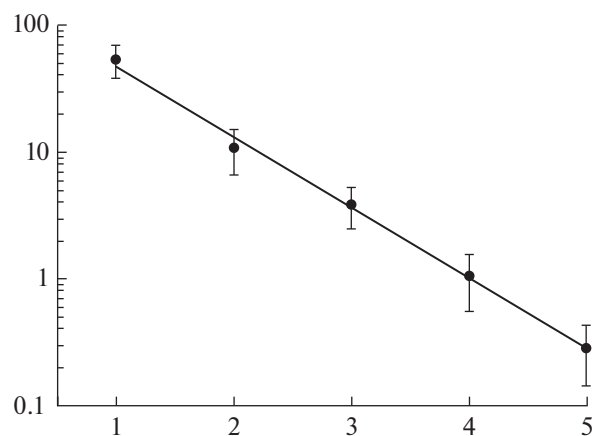


Рис. 1. Усредненная ранговая кривая сообщества. Ось абсцисс — ранги видов, ось ординат — биомассы видов. Точки окаймлены удвоенными ошибками средних. Прямая линия — модель геометрической прогрессии.

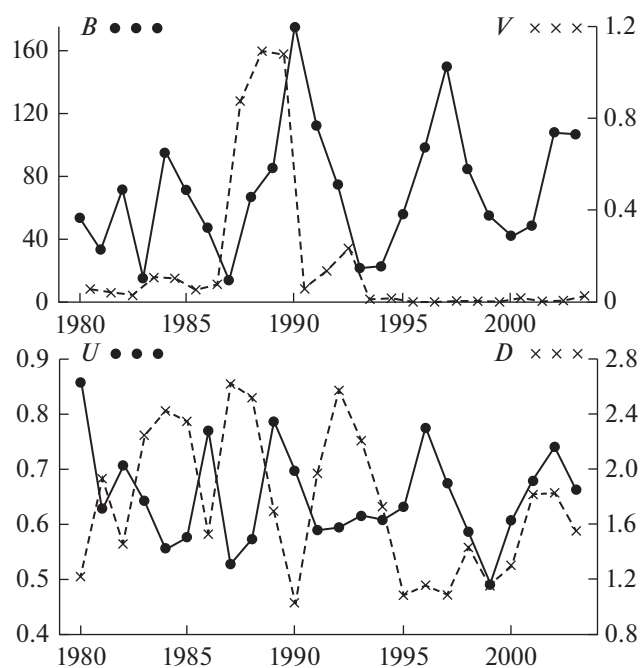


Рис. 2. Изменения интегральных показателей фитоценоза, полученные из данных по межгодовой динамике видовых биомасс: V — скорость экологической сукцессии (1/год), B — общая биомасса сообщества (мг С/м³). Оси абсцисс — годы. На осях ординат здесь и на следующих рисунках: U — доля захвата ресурса; D — видовое разнообразие по Симпсону.

этому портил усредненную картину. Если модель геометрической прогрессии адекватно описывает видовую структуру, то точки, представленные в логарифмической шкале по оси ординат, должны ложиться на прямую. Именно это и отражено на рисунке.

Расчет доли захвата ресурса по многолетнему ряду наблюдений за динамикой видовых биомасс привел к следующему результату: $U = 0.650 \pm 0.033$. Отклонение этой оценки от теоретической величины $U = 1 - \exp(-1) = 0.632$ составляло всего лишь 2.8% и статистически недостоверно по критерию Стьюдента (вероятность нуль-гипотезы $P = 0.60$). Таким образом, наша гипотеза стохастического остатка не опровергается фактическим материалом.

На рис. 2 показаны межгодовые изменения разных индексов, характеризующих сообщество в целом. У всех четырех индексов заметны высокоамплитудные флюктуации. Здесь можно отметить следующие закономерности. Доля захвата ресурса U и видовое разнообразие D практически всегда флюктуировали в противофазе: когда один показатель увеличивался, другой уменьшался, и наоборот. Это известная тенденция, которая объясняется следующим образом (Суханов, Жуков, 2003). При росте видового разнообразия общая биомасса распределяется между видами более равномерно. Это означает, что в таком сообществе коэффициент геометрической прогрессии увеличивается. А поскольку он и параметр U в

сумме равны единице, доля захвата ресурса в таком сообществе уменьшается. Заметим, что видовое разнообразие характеризовалось медленным положительным трендом, а вот для доли захвата ресурса достоверного тренда обнаружено не было.

Общая биомасса сообщества демонстрировала размашистые и почти регулярные колебания во времени. Период этих колебаний примерно равен шести–семи годам, а многолетняя изменчивость характеризовалась слабым положительным, но достоверным трендом.

Скорость сукцессии на протяжении почти всего четвертьвекового отрезка наблюдений находилась на низком уровне. Резкий скачок наблюдался после 1987 г. Высокая скорость сукцессии регистрировалась в течение трех лет. После 1990 г. она вновь упала до низкого уровня.

По нашему мнению, это могло быть вызвано редким сочетанием сразу трех событий. Первое событие — интенсивность солнечной радиации тогда оказалась выше среднееголетнего значения. Уровень солнечной радиации косвенно оценивали по показателю облачности, который в 1987–1989 гг. был заметно ниже среднееголетней величины 6.85 балла. Второе событие — среднегодовая температура воды оказалась выше 3.4°C. Такое значение среднегодовой температуры воды в слое 0–200 м разграничивает варианты ценотической структуры фитопланктона (Лепская, 2004). Эти два фактора совпали с внесением в оз. Курильское в 1987 и 1989 гг. минеральных

удобрений (была проведена так называемая фертилизация). В первый раз удобрения составили 23% от общего поступления фосфора с рыбой и удобрениями, во второй — 36%. Кроме того, четвертым возможным условием стало ускорение рециклинга фосфора, вследствие прогрева водной толщи, на фоне увеличившейся концентрации общего фосфора, циркулировавшего в экосистеме в то время, что характерно для лососевых озер с замедленным водообменом.

На рис. 3 показаны спектральные плотности для временных рядов U , S , B . Спектральный анализ флуктуаций для индекса V не проводился из-за сильной и неустраняемой нестационарности ряда (резкий аномальный скачок скорости сукцессии в 1987–1989 гг.).

Как известно, локальный максимум на спектральной плотности свидетельствует о наличии периодической гармоник в динамике временного ряда (на абсциссе можно определить величину периода колебаний), а высота этого максимума говорит об амплитуде этой гармоник. На рис. 3 можно отметить следующие закономерности. Все три ряда демонстрируют хоть и незначительную, но отчетливую двухлетнюю периодичность. Возможно, это результат влияния двухлетних циклов в урожайности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* — одного из массовых видов лососей в этом районе. На видовую структуру озерного фитопланктона сильно влияло суммарное поступление фосфора с рыбой за предыдущие три года или ежегодное поступление фосфора с рыбой со сдвигом в два года. Кроме общей двухлетней периодичности, затрагивающей все изученные переменные, каждый ряд имел свои гармоник.

Суммарная биомасса сообщества B колеблется с двумя периодами: немногим более трех лет и более шести лет. С таким же шести-семилетним периодом колеблется доля захвата ресурса U . Видовое разнообразие сообщества D колеблется с 4–5-летним периодом. Перечисленные циклы биомассы, доли захвата ресурса и видового разнообразия, вероятно, являются отражением сложных и длительных (4–6 (8) лет) жизненных циклов планктонных центрических диатомовых (Lepskaya et al., 2010), к которым в оз. Курильское относятся доминантный вид *Aulacoseira subarctica* и субдоминанты первого порядка *Stephanodiscus alpinus* и *Cyclotella tripartita*.

Кроме четвертьвекового отрезка ежегодных наблюдений, был изучен более короткий восьмилетний ряд наблюдений за динамикой видовых численностей, представленный с более мелким (в среднем 26-суточным) шагом по времени. Результаты статистической обработки этого ряда оказались следующими. Оценка доли захвата ресурса оказалась равной $U = 0.679 \pm 0.095$. Отклонение этой оценки от теоретической величины

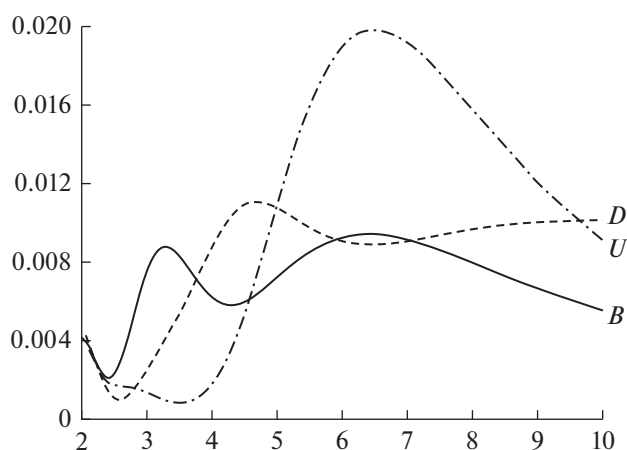


Рис. 3. Спектральные плотности рядов D , U и B , полученные из данных по межгодовой динамике видовых биомасс (обозначения — как на рис. 2). Ось абсцисс — период колебаний (годы).

$U = 1 - \exp(-1) = 0.632$ составило 7.4%. Это несколько хуже, чем в случае с межгодовой динамикой биомасс. Тем не менее, и такая оценка статистически достоверно не отличалась от теории по критерию Стьюдента (вероятность нуль-гипотезы $P = 0.62$). Таким образом, наша гипотеза стохастического остатка вновь не опровергалась фактическим материалом.

Средняя скорость сезонной сукцессии оказалась равной 0.145 ± 0.020 /год. Пока не понятно, много это или мало, поскольку показатель скорости сукцессии придуман относительно недавно, и по нему еще не накоплен достаточный массив оценок для разных сообществ.

Подсчитаны коэффициенты корреляции для всевозможных сочетаний из четырех индексов U , D , N , V . Из-за большого размаха асимметричной изменчивости все эти показатели представлены в логарифмическом масштабе. Обсудим лишь статистически значимые взаимосвязи между ними ($p < 0.05$). Их оказалось шесть.

Обнаружена отрицательная корреляция ($R = -0.279 \pm 0.088$) между долей захвата ресурса U и видовым разнообразием D . Она уже обсуждалась выше, где объяснялась взаимосвязью между темпом падения геометрической прогрессии и видовым разнообразием в пробе.

Между видовым разнообразием D и скоростью сукцессии V найдена положительная корреляция ($R = 0.580 \pm 0.075$). Иными словами, в периоды быстрых перестроек сообщества ее видовая структура характеризуется полидоминантностью, то есть повышенным числом видов или (и) более равномерным распределением общего обилия сообщества по отдельным видам.

Если между показателями D и V наблюдалась положительная, а между показателями D и U от-

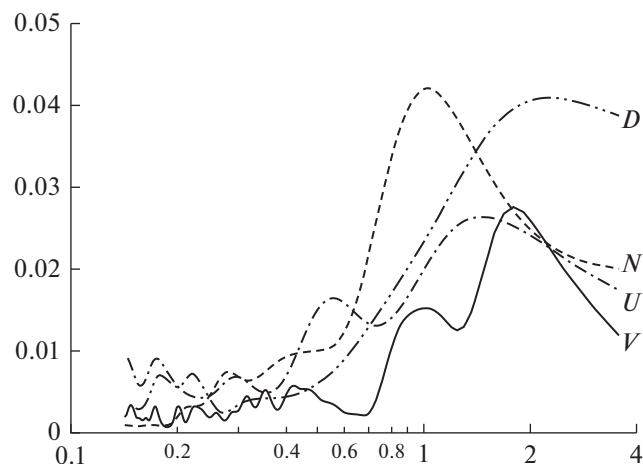


Рис. 4. Спектральные плотности рядов D , N , U и V , полученные из данных по сезонной динамике видовых численностей. N — суммарная численность ценоза (клеток/мл), остальные обозначения — как на рис. 2. Ось абсцисс — период колебаний (годы).

рицательная корреляция, то между U и V должна была наблюдаться отрицательная взаимосвязь. Именно это и было обнаружено. Между долей захвата ресурса и скоростью экологической сукцессии найдена отрицательная, небольшая, но значимая корреляция ($R = -0.152 \pm 0.075$).

Суммарная численность всех особей в пробе N и видовое разнообразие D взаимосвязаны отрицательной корреляцией ($R = -0.432 \pm 0.083$). Упрощенно говоря, обсуждаемая взаимосвязь означает, что монодоминантный ценоз имеет в целом более высокое суммарное обилие, чем полидоминантное сообщество. Этот факт давно отмечен экологами. Достаточно сравнить специально обработанное и удобное поле, где культивируется сельскохозяйственная монокультура с очень высокой биомассой, и рядом расположенный дикий луг с невысокой суммарной биомассой, но с большим числом видов трав, почти не отличающихся друг от друга по обилию. То же характерно и для озер. Так, при изучении связи первичной продукции фитопланктона с его видовым богатством в 33 озерах США показано, что чем разнообразнее сообщество, тем меньше его продуктивность (Dodson et al, 2000). Несмотря на широкую распространенность этой взаимосвязи в природе (она уже вошла в учебники по экологии — см. Федоров, Гильманов, 1980), общепринятое объяснение порождающего ее механизма пока отсутствует.

Если между показателями D и V наблюдалась положительная, а между показателями D и N отрицательная взаимосвязь, то между N и V должна была наблюдаться отрицательная взаимосвязь, что и было обнаружено. Между суммарной численностью ценоза и скоростью экологиче-

ской сукцессии найдена отрицательная корреляция ($R = -0.467 \pm 0.081$).

Наконец, последняя достоверная корреляция ($R = 0.322 \pm 0.087$) относилась к доле захвата ресурса U и к суммарной численности сообщества N . Эта положительная взаимосвязь также может быть объяснена на основе обсуждавшихся выше корреляций. Отрицательная взаимосвязь между U и D с одной стороны и отрицательная взаимосвязь между N и D с другой стороны должны породить положительную связь между U и N , что и наблюдалось в реальности.

На рис. 4 показаны спектральные плотности для всех четырех обсуждаемых индексов. Высокочастотные гармоники в левой части графика обсуждать не имеет смысла — их амплитуды быстро, “мелко” и незакономерно флюктуируют. Обсудим более медленные циклы.

Двухгодичная гармоника характерна для видового разнообразия. Такая периодичность была также обнаружена на межгодовых спектрах (рис. 2) и, видимо, объясняется той же причиной — колебаниями урожайности горбуши.

Скорость экологической сукцессии имеет две гармоники. Одна из них характеризуется периодичностью в один год. Очевидно, что это классическая сезонная сукцессия. Вторая (более мощная) гармоника имеет уже упоминавшийся двухгодичный период.

Суммарная численность ценоза имела единственную гармонику с периодом, равным одному году. Это, как и в случае со скоростью сукцессии, объясняется сезонной цикличностью факторов внешней среды. Вместе с тем, двухгодичный цикл, наблюдавшийся в межгодовой динамике переменной V (рис. 2), здесь не проявился. Отличие между сравниваемыми спектрами, возможно, вызвано тем, что в одном случае обилие сообщества выражалось в единицах биомассы (рис. 2), в другом — в единицах численности (рис. 5). Оказалось, что для спектров это не одно и то же, что может являться следствием изменчивости размерной структуры доминантного комплекса фитопланктона.

Наконец, последний спектр, представлявший колебания доли захвата ресурса, характеризовался двумя пиками. Один из них указывал на полугодовой период, а второй, более мощный — на период, приходившийся где-то между 1 и 2 годами. Содержательную трактовку последней гармоники нам выявить не удалось. А полугодовая периодичность может объясняться весенним и осенним перемешиванием водных масс, когда в толще озера перераспределяется значительное количество биогенов, стимулирующих развитие фитопланктона (Hutchinson, 1957).

Таким образом, модель геометрической прогрессии удовлетворительно описывает видовую

структуру фитоценоза в оз. Курильское. Этот материал не опровергает нашу гипотезу стохастического остатка. Это может означать, что биологический механизм, на основе которого построена данная гипотеза, реально работает в изучаемом сообществе. Новый показатель, количественно оценивающий скорость экологической сукцессии, проявил себя здесь удовлетворительно. С его помощью зафиксирован резкий скачок скорости сукцессии, обнаруживший коренную перестройку видовой структуры, которая наблюдалась в озере в 1987–1989 гг. Удалось выявить и частично объяснить ряд интересных корреляционных взаимосвязей между интегральными показателями, характеризующими видовую структуру ценоза. Показана своеобразная структура спектров, характеризующих межгодовые и внутригодовые периодические колебания интегральных показателей. Некоторые гармоник удалось объяснить, в то время как другие еще требуют своего истолкования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронихин Н.Н. Фитопланктон Курильского озера // Тр. Тихоокеанского комитета. 1937. Т. IV. С. 178–187.
- Крохин Е.М. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озер // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 57. С. 31–54.
- Лепская Е.В. Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. VII. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 2004. С. 79–87.
- Лепская Е.В., Миловская Л.В., Шапоров Р.А. Методические аспекты мониторинга фитопланктонного сообщества оз. Курильское (Южная Камчатка) // Ботанические исследования на Камчатке. Материалы I и II сессий Камчатского отделения Русского ботанического общества. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатского педагогического университета. 2004. С. 115–121.
- Николаев А.С., Николаева Е.Т. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исслед. биологии и динамики числен.
- пром. рыб камчатского шельфа Вып. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 1991. С. 3–17.
- Остроумов А.Г. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. географии Камчатки. 1985. Вып. 9. С. 47–56.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 288 с.
- Плетнев С.П., Суханов В.В. Динамика сообщества планктонных фораминифер в Японском море за последние два миллиона лет // Океанология. 2006. Т. 46. № 5. С. 695–702.
- Пономарев В.П., Тарасов В.И., Минятов В.К. Водный баланс оз. Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Тематический сборник. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1986. С. 51–67.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат, 1966. Т. 20. 262 с.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. 1972. Вып. 23(26). С. 24–38.
- Суханов В.В. О стандартной видовой структуре в таксоценах морских организмов // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 4. С. 304–307.
- Суханов В.В., Жуков В.Е. Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов: модельный анализ // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 3. С. 248–262.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ. 1980. 464 с.
- Dodson S.I., Arnott S.E., Cottingham K.L. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness // Ecology (USA). 2000. V. 81. № 10. P. 2662–2679.
- Hutchinson G.E. A treatise on limnology. V. 3: Limnological botany. New York: Wiley-Interscience. 1957. 660 p.
- Kurohagi T. A note of the plankton of Kurilskoe Lake, southern Kamchatka Peninsula, collected in early August 1961 // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 1962. № 17. P. 99–105.
- Lepskaya E.V., Jewson D.H., Usoltseva M.V. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important Pacific salmon nursery // Diatom Res. 2010. V. 25. № 2. P. 323–335.
- Motomura I. Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association // Seiri Seitai (Tokyo). 1947. V. 1. P. 55–60.
- Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. V. 21. P. 213–251.

Dynamics of Phytoplankton Species Structure in the Kurile Lake (Kamchatka Peninsula)

V. V. Sukhanov^{a, b} and E. V. Lepskaya^c

^a*Zhirmunsky National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690041 Russia*

^b*Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690001 Russia*

^c*Kamchatka Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "VNIRO" (KamchatNIRO),
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia*

The species structure of the dominant community of unicellular algae inhabiting the spawning and feeding salmon lake was studied in the Kurile Lake (southern Kamchatka peninsula). It has been shown that this structure is well described by the Motomura model. The geometric progression coefficient does not differ significantly from the value prescribed by the model, which is based on the stochastic remainder hypothesis. Several integral indicators characterizing the species structure have been calculated. The study has revealed some typical and unusual correlations between these integral indices. Inter-annual and intra-annual cyclical fluctuations in the value of indicators have been found.

Keywords: preemption hypothesis, stochastic remainder hypothesis, computation of succession rate, spectral density

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 584.583

СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ГУБЫ СУХОЕ МОРЕ (ЮГО-ВОСТОК БЕЛОГО МОРЯ)

© 2023 г. Е. И. Собко¹, * (ORCID: 0000-0003-3153-899X), С. И. Климов¹,

Н. В. Неверова¹ (ORCID: 0000-0003-4628-1138), О. Ю. Морева¹ (ORCID: 0000-0002-5114-8481)

¹Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН,
Архангельск, 163000 Россия

*e-mail: elfisina@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.02.2023 г.

После доработки 16.05.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

В работе представлены исследования зоопланктонных сообществ, выполненные в июле–августе 2018 г. в губе Сухое Море (юго-восточная часть Двинского залива Белого моря). Изучены видовой состав, количественные характеристики и пространственное распределение зоопланктона. Зоопланктонные сообщества представлены 34 видами гидробионтов. Доминирующей группой во всем исследуемом районе были копеподы. Зоопланктонные сообщества характеризовались высокими количественными показателями. Существенный вклад в формирование общей численности зооценоза вносили ювенильные стадии копепод. На полной воде численность зоопланктона составляла 37 тыс. экз./м³, биомасса — 0.6 г/м³ (сырой массы), на малой — соответственно 210 тыс. экз./м³ и 1.7 г/м³ (сырой массы). Структура, обилие и пространственное распределение зоопланктона в губе обусловлены морфометрическими особенностями водоема (мелководностью), влиянием комплекса факторов внешней среды (температуры и солености), а также приливо-отливными явлениями.

Ключевые слова: Белое море, прибрежные экосистемы, градиент солености, зоопланктон, биоразнообразие

DOI: 10.31857/S0134347523060086, **EDN:** FRMNKA

В последние годы значительно возрос интерес к изучению прибрежных морских экосистем. Прибрежные зоны морей, в том числе и устьевые области рек, являются пограничными районами между наземными и морскими экосистемами, что делает их уникальными и в то же время уязвимыми (Бузолева и др., 2014). В них происходит сложное взаимодействие природных процессов и антропогенного воздействия, определяющих состояние и функционирование прибрежных экосистем. Морские прибрежные местообитания занимают особое место среди природных экосистем и играют важную роль в поддержании экологического равновесия и сохранении видового разнообразия морей и океанов. Большинство прибрежных экосистем характеризуются высокой продуктивностью и служат идеальным местом для развития молоди многих морских организмов (Сафьянов, 1987; Курилов, 2000; Примаков и др., 2009; Селифонова, 2012).

Белое море — одно из наиболее изученных морей России (Дерюгин, 1928; Перцова, 1962, 1970, 1983; Прыгункова, 1987; Перцова, Кособокова, 2002; Примаков, 2004), однако уровень изученности отдельных его районов не одинаков.

В настоящей работе представлены результаты исследования зоопланктона в губе Сухое Море — мелководном лагунообразном заливе, расположенном в юго-восточной части Двинского залива. Гидрографические и гидрологические исследования в этом районе имеют многовековую историю (Рейнеке, 1883; Ляхницкий, 1917; Мискевич и др., 2018), но гидробиологические работы в губе Сухое Море до настоящего времени не проводились.

Цели данной работы — изучить видовой состав, количественные характеристики и пространственное распределение зоопланктона, а также влияние факторов среды (солености и температуры) и приливо-отливных циклов на структурную организацию зооценозов в прибрежных водах мелководной губы Сухое Море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района исследований

Губа Сухое море — вытянутый в направлении с юга на север мелководный лагунообразный залив, площадь которого 106 км², а общая протяженность — 28.3 км. Губа отделена от Двинского

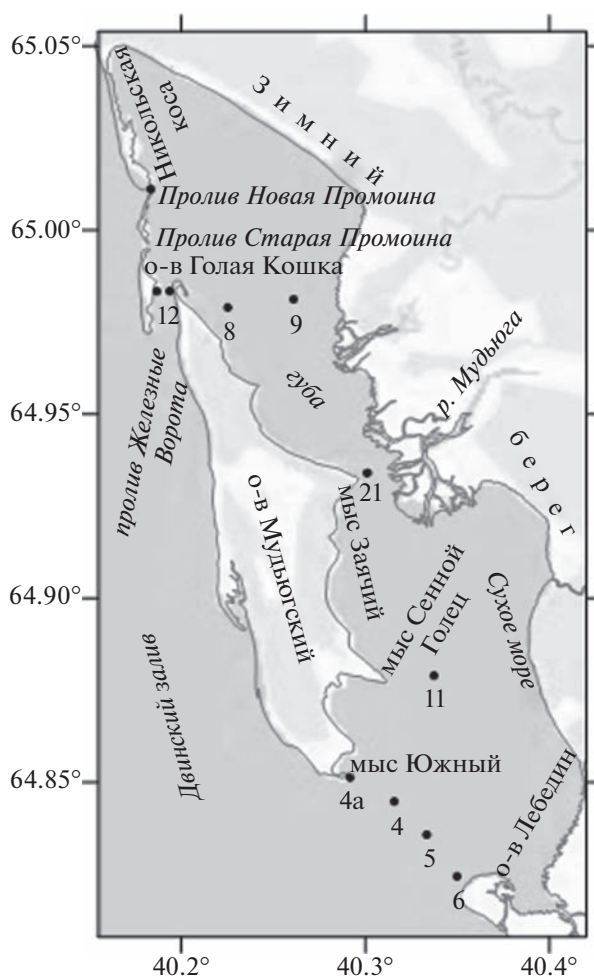


Рис. 1. Схема района исследований с расположением станций.

залива Никольской косой, о-вами Голая Кошка и Мудьюгский. С востока залив омывает материковую часть беломорского побережья (Зимний берег), прилегающую к дельте р. Северная Двина. На широте мыса Заячий (ст. 21) губа сужается, разделяясь на северную (ст. 1, 2, 3, 8 и 9) и южную (ст. 11, 4а, 4, 5 и 6) части (рис. 1).

Отличительная особенность губы Сухое Море — ее мелководность. Северная часть залива самая мелководная; на створе мыса Сенной Голец и в прол. Новая Промоина отмечены более глубокие места (до 3–4 м). Глубины, превышающие 5-метровую отметку, находятся в проливе между о-вами Лебедин и Мудьюгский (южная часть залива), а также в прол. Железные Ворота (до 8–9 м) и на прилегающих к нему участках. На малой воде преобладающие глубины в северной части залива во время отлива не превышают 0.5–0.8 м (Гидрология устьевой области..., 1965; Михайлов, 1998; Мискевич и др., 2018).

Гидрологический режим губы Сухое Море подвержен значительной изменчивости из-за

мелководного и сложного рельефа района. В северной части залива основной водообмен за приливный цикл происходит через прол. Железные Ворота, в южной — через желоб у о-ва Лебедин. Течения в заливе носят реверсивный (обратный) характер. В течение приливного цикла преобладает поступление воды из южной части залива в северную.

Южная часть залива (ст. 4, 4а, 5, 6 и 11) находится под влиянием пресных вод р. Северная Двина. В зоне смешения морских и речных вод наблюдался четко выраженный градиент солёности (по горизонтали и по вертикали) (рис. 2а). Вертикальное распределение солёности обусловлено выносом пресных вод у поверхности и компенсационным затокком морских вод у дна. Кратковременная стратификация вод наблюдалась только на полной воде (рис. 2б).

Благодаря хорошему перемешиванию вод и морфометрическим особенностям района, в северной части губы Сухое Море (ст. 1, 2, 3, 8 и 9) градиент солёности формируется по горизонтали.

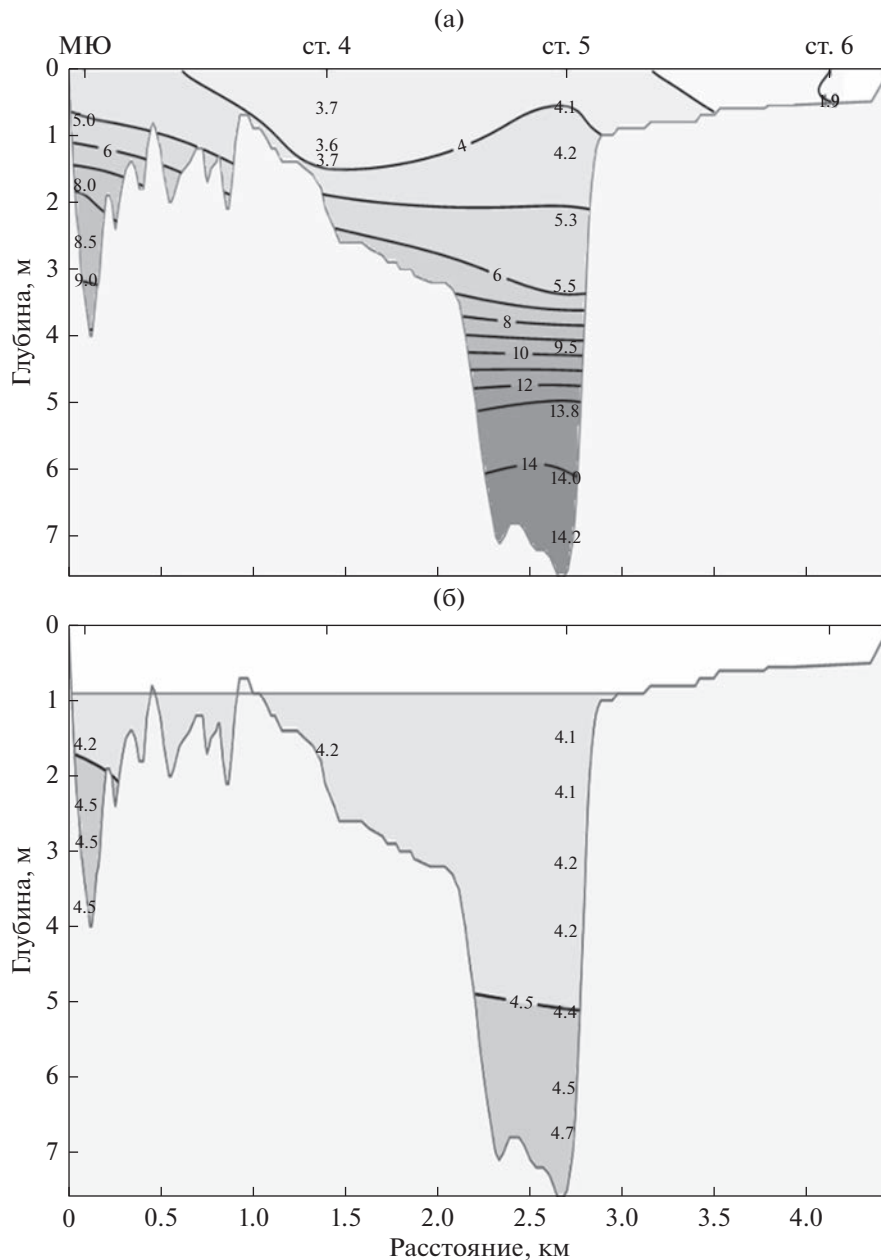


Рис. 2. Распределение солёности на разрезе мыс Южный – о-в Лебедин 24–30 июля 2018 г. на полной (а) и малой (б) воде.

Солёность вод в северной части губы в 2–3 раза выше, чем в южной. Средние значения минимумов и максимумов по станциям составляли в южной части залива 3.8 и 8.1 psu, в северной – 11.5 и 18.5 psu.

Исследования зоопланктонных сообществ в губе Сухое Море проводили с 24 июля по 14 августа 2018 г. В районах станций эхолотом Humminbird GPS-Fishfinder 363 произвели предварительные промеры глубин разрезов. Температуру, солёность, кислород и удельную электропроводность воды, а также скорость и направление течений

измеряли зондом Seaguard RCM SW фирмы AANDERAA.

В период исследований температура воды в поверхностном горизонте на станциях разреза мыс Южный – о-в Лебедин была 18–21°C, в северной и центральной частях залива – 14–18°C (рис. 3).

Пробы зоопланктона отбирали с катера на 11 станциях (рис. 1) в период малой (МВ) и полной воды (ПВ). Всего собрали и обработали 35 проб. На мелководье пробы отбирали с поверхности ведром (50 л), а затем процеживали через

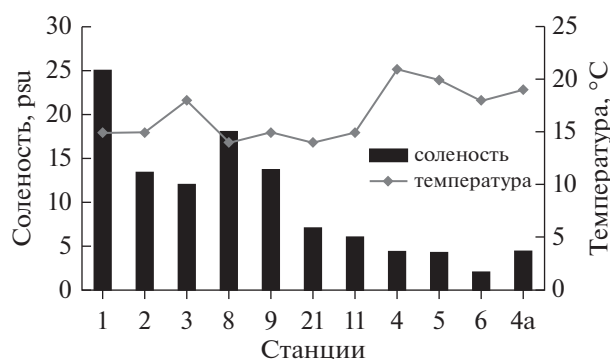


Рис. 3. Соленость и температура воды в губе Сухое море по станциям в поверхностном горизонте (полная вода).

планктонную сеть. На глубоководных станциях отбор проб от дна до поверхности осуществляли планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия — 18 см, размер ячеей 74 мкм), дополнительно проводили отбор по слоям через 2–3 м. В зоне смешения морских и пресных вод на станциях, где был четко выражен градиент солености (ст. 5 и 4а в южной части залива), пробы отбирали от поверхности до начала галоклина и от галоклина до дна, а также через весь слой от дна до поверхности. Образцы фиксировали 4% нейтрализованным формалином. Пробы зоопланктона отбирали и обрабатывали в соответствии со стандартными гидробиологическими методами (Инструкции по сбору..., 1971; Руководство..., 1977; Руководство..., 1980; Методические рекомендации..., 1982). Для определения видовой структуры зоопланктона использовали соответствующие определители (Бродский, 1950; Определитель..., 2010). В зависимости от отношения гидробионтов к изменению солености и способности адаптироваться к данным условиям выделяли пресноводные, солоноватоводные и морские группы организмов (Хлебович, 1962, 1974).

При анализе проб определяли видовой состав и выделяли доминантные комплексы, а также подсчитывали численность (экз./м³) и биомассу (г/м³) организмов. Сырую биомассу зоопланктона рассчитывали, используя таблицы стандартных весов и номограмм (Перцова, 1967; Численко, 1981).

Поскольку ряды значений короткие и распределение данных не соответствует нормальному закону, для статистического описания применяли квартильные характеристики и непараметрические методы сравнения данных и изучения связи (соответственно U-критерий Манна–Уитни, а также ранговый коэффициент корреляции Спирмена — r_s). Для оценки сходства зоопланктонных сообществ использовали кластерный анализ (метод взвешенного попарного среднего — Weighted

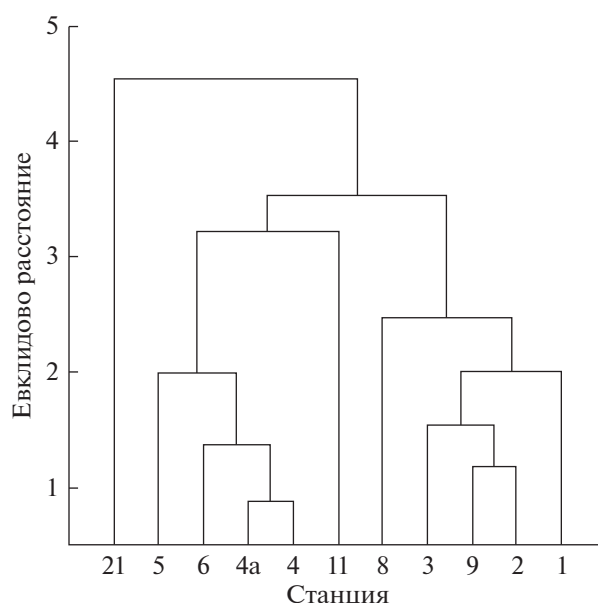


Рис. 4. Дендрограмма сходства разных районов губы Сухое море по численности, биомассе и биоразнообразию зоопланктонных сообществ.

pair-group average) по нормированным значениям. Данные обрабатывали с использованием Microsoft Excel 2010 и Statistica 10.

Для анализа структуры зоопланктонных сообществ рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона (по численности). При расчете использовали натуральный логарифм (Мэгарран, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав и количественные характеристики планктонного сообщества

В планктонном сообществе залива было обнаружено 34 вида беспозвоночных, 15 из которых относятся к пресноводной фауне. Веслоногие ракообразные (Copepoda) были представлены 12 видами, ветвистоусые (Cladocera) — шестью и колероватки (Rotifera) — 10 видами. В пробах были обнаружены представители класса Hydrozoa и морские инфузории семейства Tintinnioidea, а также личинки Cirripedia и Polychaeta.

Копеподы преобладали в сообществах зоопланктона всего исследуемого района. На некоторых участках они составляли 90–100% от общей численности зоопланктона, а относительная биомасса варьировала в пределах 16–99% от суммарных значений. Существенный вклад в формирование общей численности зоопланктона вносили ювенильные стадии копепод (науплии). Их доля составляла 16–88% от численности веслоногих ракообразных и 13–86% от общего количества зоопланктона. Науплии веслоногих ракообраз-

Таблица 1. Показатели видового разнообразия и количественного обилия зоопланктона в губе Сухое Море в июле—августе 2018 г.

№ станции	<i>N</i> , тыс. экз./м ³	<i>B</i> , г/м ³	<i>n</i>	Индекс Шеннона	Доминанты по численности	Доминанты по биомассе
Северная часть						
1	37	0.6	9	2.7	<i>Microsetella norvegica</i> , <i>Oithona similis</i> , науплиусы Copepoda	<i>Microsetella norvegica</i> , <i>Oithona similis</i> , <i>Calanus glacialis</i>
2	28	0.6	12	2.9	<i>Podon leuckartii</i> , науплиусы Copepoda, науплиусы Cirripedia	<i>Podon leuckartii</i> , <i>Eurytemora affinis</i> , науплиусы Cirripedia
3	19	0.3	9	2.0	<i>Keratella cruciformis</i> , науплиусы Cirripedia, <i>P. leuckartii</i>	<i>P. leuckartii</i> , науплиусы Cirripedia, <i>Calanus glacialis</i>
8	160	1.2	13	2.8	Науплиусы Copepoda, <i>K. cruciformis</i> , <i>M. norvegica</i>	<i>M. norvegica</i> , <i>Acartia longiremis</i> , <i>Podon leuckartii</i>
9	136	0.7	12	2.9	Науплиусы Copepoda, <i>Metridia longa</i>	<i>Metridia longa</i> , <i>M. norvegica</i>
Центральная часть						
21	339	2.9	5	0.9	Науплиусы Copepoda, <i>A. longiremis</i>	<i>A. longiremis</i> , <i>M. norvegica</i>
Южная часть						
11	52	0.7	6	0.8	<i>M. norvegica</i> , науплиусы Copepoda	<i>M. norvegica</i> , <i>A. longiremis</i>
6	115	0.2	7	2.5	Науплиусы Copepoda, <i>Ceriodaphnia reticulata</i>	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> , науплиусы Copepoda
5	34	0.2	18	3.8	Науплиусы Copepoda, <i>Cyclops strenuus</i> , <i>Daphnia galeata</i>	<i>Cyclops strenuus</i> , <i>Eurytemora affinis</i> , <i>Daphnia galeata</i>
4	18	0.1	18	3.8	<i>D. galeata</i> , <i>C. strenuus</i> , науплиусы Copepoda, <i>Polyarthra dolichoptera</i>	<i>C. strenuus</i> , <i>M. norvegica</i> , <i>Asplanchna priodonta</i>
4a	22	0.1	8	2.9	Науплиусы Copepoda, <i>Filinia longisetata</i> , <i>C. strenuus</i> , <i>Eurytemora hirundoides</i>	<i>E. affinis</i> , <i>C. strenuus</i> , <i>Eurytemora hirundoides</i> , <i>P. leuckartii</i>

Примечание. Здесь и в табл. 2: *N* — численность, *B* — биомасса, *n* — количество видов.

ных доминировали почти на всей акватории, за исключением глубоководных станций 1 и 3 в северной части губы, где происходил контакт с водами Двинского залива (табл. 1). Наибольшая численность науплиев Copepoda (24–86% от общего количества зоопланктона) была отмечена на хорошо прогреваемых мелководьях, расположенных в северо-восточной части губы, а также на станциях в центральной и южной частях залива. Доля копепоидитных стадий I–IV в зоопланктонных сообществах была представлена незначительно (около 7% от общей численности зоопланктона).

Субдоминантами по численности были копеподы *Microsetella norvegica* (Boeck, 1865), *Oithona similis* (Claus, 1866), *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853) и *Metridia longa* (Lubbock, 1854), а также науплиусы Cirripedia; на устьевом взморье — прес-

новодные виды коловраток и кладоцер. По биомассе во всех районах доминировали копеподы.

Сравнение сходства зоопланктонных сообществ на разных участках по количеству и видовому составу позволило выделить в акватории залива три части — южную (ст. 5, 6, 4, 4a и 11), центральную (ст. 21) и северную (ст. 1, 2, 3, 8 и 9) (табл. 1, рис. 4).

В южной части залива, находящейся под доминирующим влиянием стока пресных вод, формирование морского сообщества затруднено. На этом участке устьевого взморья мы обнаружили пресноводные эвригалинные виды Cladocera и Rotifera (до 44% от общего числа видов), и отметили рост численности солоноватоводных форм, представленных родом *Eurytemora*. Здесь присутствовало максимальное количество видов, среднее значение индекса Шеннона составляло 3.36.

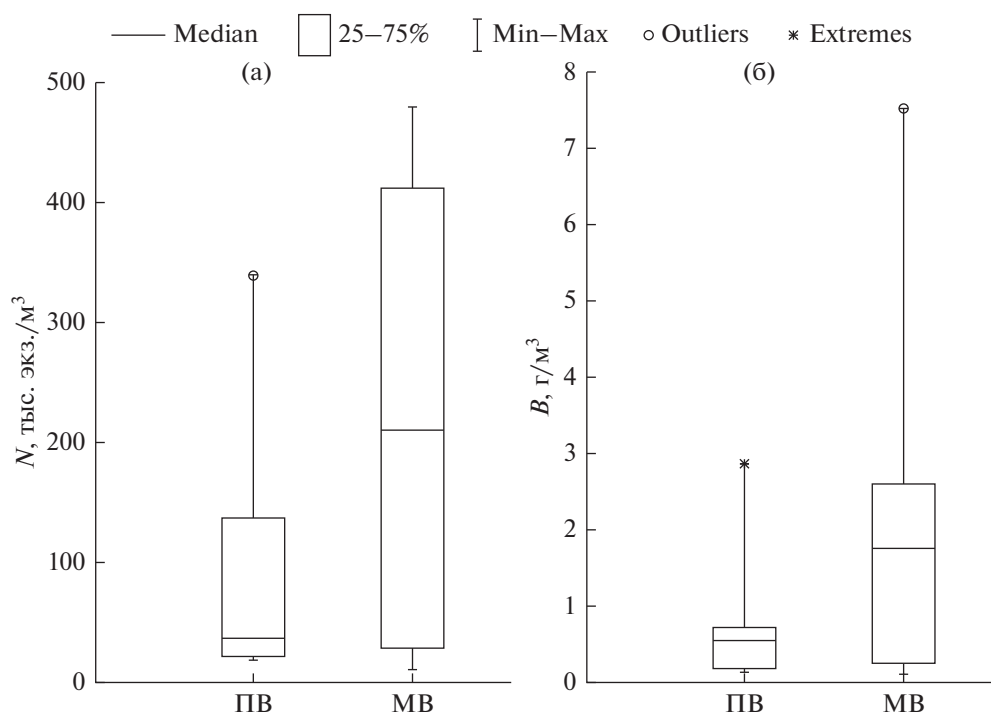


Рис. 5. Статистические квартильные характеристики численности (а) и биомассы (б) зоопланктона на полной и малой воде.

Значения численности и биомассы зоопланктона в южной части залива в период полной воды варьировали в пределах 18–116 тыс. экз./м³ и 0.1–0.8 г/м³ соответственно.

В центральной части губы доминирующий комплекс образовали два вида – *A. longiremis* и *M. norvegica*. Среднее значение индекса Шеннона для данного района составляло 0.85. На полной воде здесь зарегистрировали максимальные (338 тыс. экз./м³) значения численности зоопланктона, а его биомасса составляла 2.9 г/м³.

В северной части залива, где соленость вод достигала 12–25 psu, сформировались благоприятные условия для морских видов зоопланктона. В этом районе доминирующий комплекс был представлен морскими и солоноватоводными видами *A. longiremis*, *Calanus glacialis* (Jaschnov, 1955), *M. norvegica* и *O. similis* (Copepoda), *Podon leuckartii* (G.O. Sars, 1862) (Cladocera), а также личинками усонюгих ракообразных. Кроме того, здесь были отмечены многочисленные морские инфузории семейства Tintinnoidea. Среднее значение индекса Шеннона для этого района составляло 2.65. Численность и биомасса зоопланктона в кутовой части губы (ПВ) изменялись в пределах 19–160 тыс. экз./м³ и 0.3–1.2 г/м³ соответственно.

Количественные показатели зоопланктона в акватории губы Сухое Море варьировали в широких пределах. Численность и биомасса в период полной

воды изменялись в пределах 18–339 тыс. экз./м³ и 0.1–2.9 г/м³ соответственно, при медианных значениях 37 тыс. экз./м³ и 0.6 г/м³ (рис. 5, 6а, 6б). На всех станциях, за исключением ст. 1, 8, 9, 11 и 21, отмечали возрастание численности и биомассы зоопланктона с увеличением глубины. В период малой воды численность и биомасса зоопланктона изменялись в пределах 10–478 тыс. экз./м³ и 0.1–7.5 г/м³ соответственно, при медианах 210 тыс. экз./м³ и 1.7 г/м³ (рис. 5, 6в, 6г).

На полной воде зона повышенного обилия зоопланктона образовывалась у мыса Заячий, в центральной части залива (ст. 21). В период малой воды повышенные значения численности и биомассы зоопланктона отмечены в южной (ст. 5 и 4а) и северной частях залива (ст. 8) (рис. 6).

Пресноводные виды преобладали при солености ниже 5 psu (южная оконечность губы). При солености 2–4 psu было отмечено максимальное количество видов и большое разнообразие зоопланктона. С повышением солености эти формы постепенно заменялись эвригалинными солоноватоводными видами. В диапазоне солености от 6 до 8 psu (зона критической солености) наблюдали минимальное количество видов и малое биоразнообразие гидробионтов. При солености выше 12 psu в зоопланктонном сообществе присутствовали морские виды. Доля морских видов в зооце-

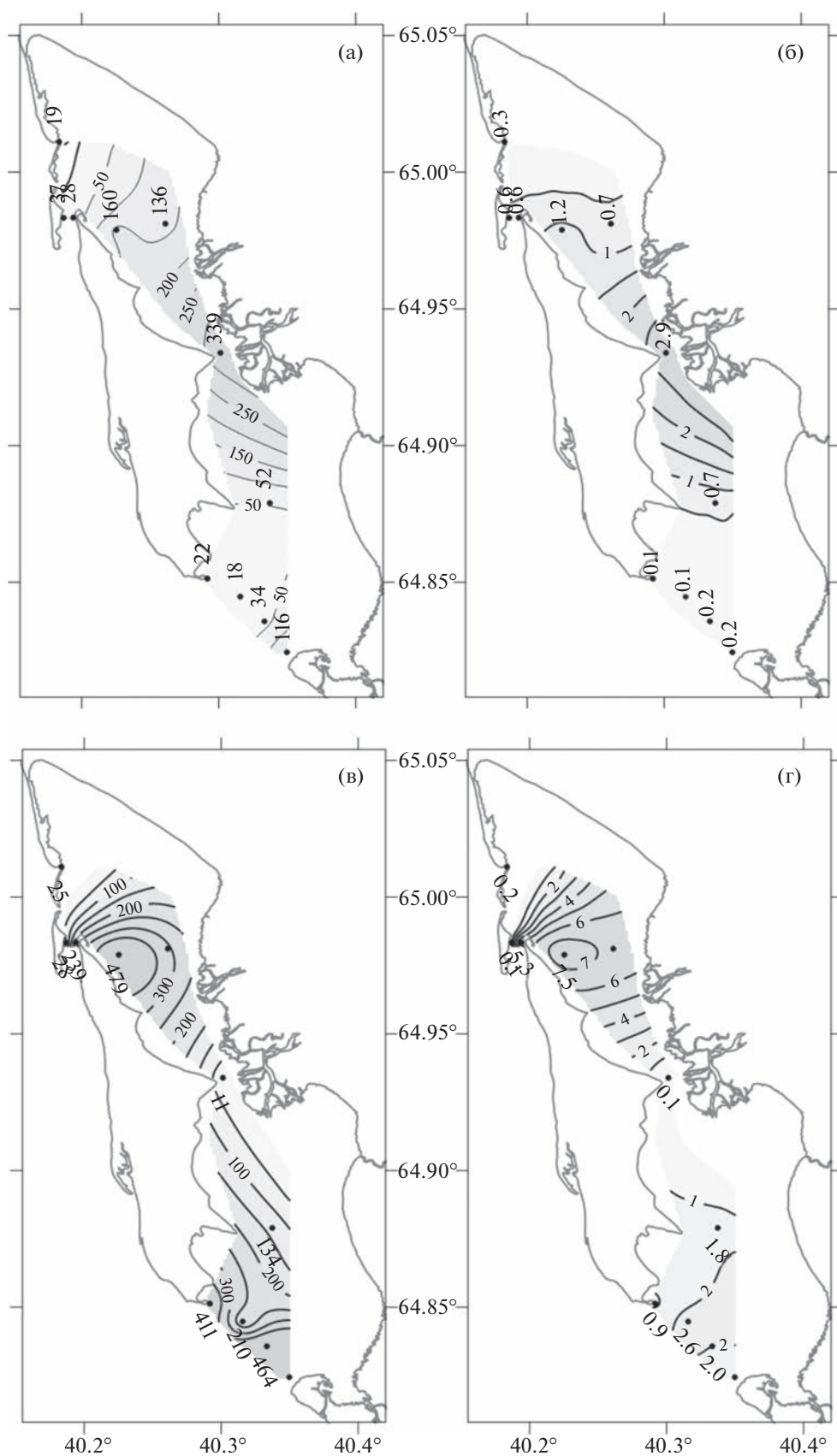


Рис. 6. Распределение численности (а, в) и биомассы (б, г) зоопланктона в период полной (а, б) и малой (в, г) воды в губе Сухое Море (июль–август 2018 г.).

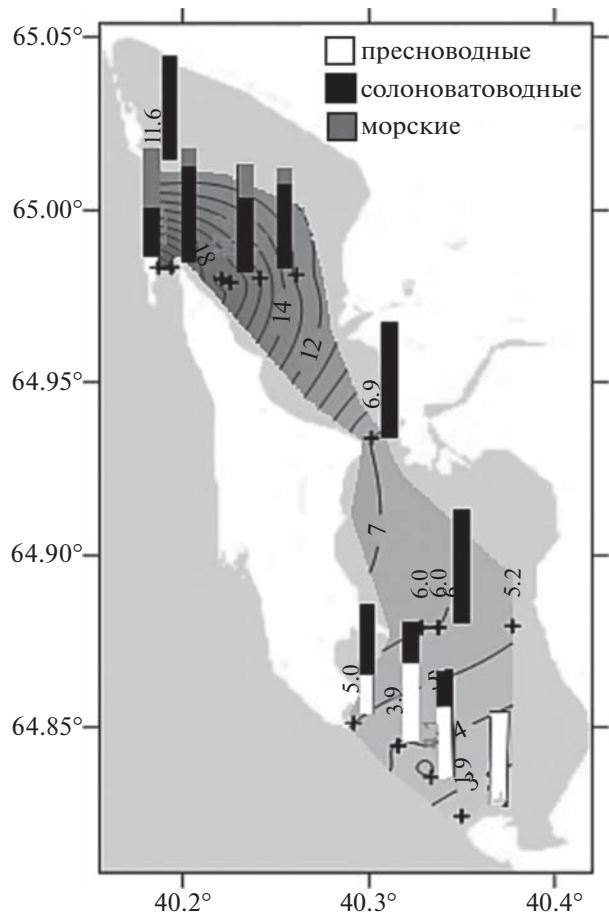


Рис. 7. Распределение экологических групп зоопланктона в губе Сухое Море в зависимости от солености.

нозе составляла 55% от общего числа при солености 25 psu (рис. 7).

На устьевом взморье у о-ва Лебедин в зоне смешения морских и речных вод (южная оконечность губы, ст. 5 и 4а) наблюдался четко выраженный градиент солености (рис. 2), структурирующий зоопланктонное сообщество на данном участке по вертикали и горизонтали. В поверхностном горизонте преобладали пресноводные виды, выносимые в акваторию залива водами

р. Северная Двина, в придонном горизонте — солоноватоводные и морские виды (рис. 7). Для оценки влияния факторов среды на зоопланктонные сообщества использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена (табл. 2). Согласно полученным результатам, температура воды (значимая отрицательная связь с численностью и биомассой) и соленость (значимая положительная связь с биомассой) — это основные факторы, влиявшие на количественные показатели зоопланктона. Общее число

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена

	N	B	n	Tw	S
<i>N</i> , тыс. экз./м ³	1.00	0.79	−0.06	−0.79	0.27
<i>B</i> , г/м ³	0.79	1.00	0.08	−0.92	0.66
<i>n</i>	−0.06	0.08	1.00	−0.08	0.44
<i>Tw</i> , °C	−0.79	−0.92	−0.08	1.00	−0.69
<i>S</i> , psu	0.27	0.66	0.44	−0.69	1.00

Примечание. Tw — температура воды, S — соленость. Жирным шрифтом выделены значимые значения при уровне $p < 0.05$.

видов имело умеренную положительную связь с соленостью, значимую при уровне $p < 0.2$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показали, что в исследованном районе Белого моря сформировался теплопроводный бореально-космополитический зоопланктонный комплекс, возникший благодаря мелководности губы Сухое Море и хорошему прогреву поверхностных вод в летний период. Зоопланктонное сообщество губы, представленное 34 видами, в основном неритическими, характеризовалось высокими количественными показателями, по численности и биомассе в нем доминировали копеподы. Существенный вклад в формирование общей численности зоопланктона вносили науплии копепод.

Численность и биомасса планктона в заливе на полной воде составляли 37 тыс. экз./м³ и 0.6 г/м³ (медианные значения). Максимальные значения наблюдались в северо-восточной и центральной частях губы. Численность и биомасса планктона на малой воде достигали 210 тыс. экз./м³ и 1.7 г/м³ (медианные значения). Эти результаты близки к литературным данным, приведенным ранее для других районов Белого моря: Никольская губа — 32.1 тыс. экз./м³ и 0.2 г/м³, губа Кереть — 50.8 тыс. экз./м³ и 0.4 г/м³ и губа Чупа — 13.7 тыс. экз./м³ и 0.2 г/м³ (Примаков, 2004; Примаков и др., 2009).

Закономерности количественного распределения зоопланктона в акватории Сухого Моря связаны с особенностями циркуляции вод. В северной части залива основной водообмен происходит через прол. Железные Ворота. Приливные течения движутся в северо-восточном направлении, далее поток разворачивается на юг. В южной части губы приливные течения поворачивают сначала на восток, а затем на север с частичным затокном вод в северную часть. Поворот течений приводит к образованию в южной части круговоротов — циклоническому с адвекцией соленой воды на приливе и антициклоническому при отливе с захватом пресной воды. На полной воде течения из северной и южной части несут зоопланктон к перешейке у мыса Заячий (ст. 21), образуя зону его повышенного обилия в центральной части залива.

На отливе течения движутся в обратном направлении. В период малой воды повышенные значения численности и биомассы зоопланктона отмечали в южной (ст. 5 и 4а) и северной частях залива (ст. 8). На ст. 8 отлив наступал на 25 мин позже. К тому же этот район расположен в зоне зарастания, и макрофиты выступали в роли барьера (Мосеев и др., 2018), препятствуя оттоку зоопланктона вглубь залива на малой воде, что влияло на количественные значения зоопланкто-

на на этом участке. Повышенные значения численности и биомассы зоопланктона на станциях устьевого взморья могут быть связаны с высокими количественными показателями гидробионтов в придонных слоях на приливе.

Известно, что соленость воды — это лимитирующий фактор, влияющий на зооценозы (Хлебович, 1974, 1986; Сафьянов, 1987). В период наших исследований на устьевом взморье у о-ва Лебедин в зоне смешения морских и речных вод на полной воде градиент солености структурировал зоопланктонное сообщество по вертикали. В северной и центральной частях Сухого Моря, благодаря хорошему перемешиванию вод и морфометрическим особенностям района, градиент солености формировался по горизонтали. Он обуславливал изменение видовой структуры и обилия зоопланктона в заливе. Структура зоопланктонных сообществ в зависимости от солености вод менялась с юга на север. Наблюдалось постепенное замещение пресноводных форм солоноватоводными и морскими. Наибольшее количество видов зарегистрировано на границе соприкосновения разных сообществ.

Губу Сухое Море можно рассматривать как экотон, переходную зону между пресноводным сообществом р. Северная Двина и морским сообществом Двинского залива Белого моря. Большое видовое разнообразие на границе сообществ можно объяснить явлением “краевого эффекта” (Green, 1968; Беклемишев, 1969; Attrill, 2002; Дроздов и др., 2005).

Влияние приливо-отливной гидродинамики на зоопланктонное сообщество губы Сухое Море проявлялось в увеличении плотности зоопланктона в малую воду по сравнению с полной водой и уменьшении численности зоопланктона в период смены вод. Максимальные значения численности и биомассы зоопланктона соответствовали фазе малой воды приливо-отливного цикла. Гидрологический режим обуславливал мозаичность распределения биомассы и численности зоопланктона в заливе. Высокие значения количественных характеристик зоопланктона на полной воде отмечали в центральной части залива, что, вероятно, связано с наличием зарослей тростника обыкновенного *Phragmites australis* (см. Мосеев и др., 2018). Максимальные значения численности и биомассы зоопланктона на малой воде были отмечены в южной части Сухого Моря на устьевом взморье.

Таким образом, структура, обилие и пространственное распределение зоопланктона в губе Сухое Море обусловлены влиянием сложного комплекса факторов внешней среды — температурой, соленостью, динамикой приливо-отливных явлений, а также мелководностью водоема.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Фундаментальной научно-исследовательской работы № 122011800149-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев К.В.* Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 1969. 291 с.
- Бродский К.А.* Веслоногие рачки (Calanoida) дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 441 с.
- Бузолева Л.С., Богатыренко Е.А., Голозубова Ю.С., Ким А.В.* Влияние антропогенного загрязнения на качество прибрежных вод рекреационных зон Приморского края // *Фундамент. исслед.* 2014. № 11. С. 2423–2425.
- Гидрология устьевой области Северной Двины. М.: Гидрометеиздат. 1965. 376 с.
- Дерюгин К.М.* Фауна Белого моря и условия ее существования // *Исследование морей СССР.* Л.: Гос. гидр. ин-т. 1928. Вып. 7–8. 511 с.
- Дроздов В.В., Смирнов Н.П., Гасанова Э.Г.* Влияние солености воды на видовой состав биоценозов и формирование экотон в Балтийском море // *Уч. записки Росс. гос. ун-та.* 2005. № 1. С. 109–136.
- Инструкции по сбору и обработке планктона. М.: Изд-во ВНИРО. 1971. 82 с.
- Курилов А.В.* Инфузории прибрежных биотопов Одесского залива // *Экология моря.* 2000. Вып. 52. С. 9–11.
- Ляхницкий В.Е.* Изыскания в устьях р. Северной Двины, произведенные в 1915–1916 гг. для составления проекта аванпорта у г. Архангельска. Атлас чертежей. Тр. Отдела торговых портов. Петроград: Типолитография Г. де-Кельш. 1917. Вып. XLIX.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ. 1982. 34 с.
- Мискевич И.В., Мосеев Д.С., Брызгалов В. В.* Комплексные экспедиционные исследования северной части Сухого моря в Двинском заливе Белого моря. Архангельск: СОЛТЕК. 2018. 74 с.
- Михайлов В.Н.* Гидрология устьев рек. М.: Изд-во МГУ. 1998. 176 с.
- Мосеев Д.С., Крячунас В.В., Игловский С.А. и др.* Состояние экосистемы губы Сухое море на юго-востоке Двинского залива Белого моря // *Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность.* 2018. С. 832–837.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его изменение. М.: Мир. 1992. 184 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2010. Т. 1. 495 с.
- Перцова Н.М.* Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря // *Биология Белого моря.* М.: Изд-во МГУ. 1962. Т. 1. С. 35–50.
- Перцова Н.М.* Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря // *Океанология.* 1967. Т. 7. № 2. С. 305–313.
- Перцова Н.М., Сахарова М.И.* Особенности развития зоопланктона в прибрежных районах Канда拉克шского залива (Великая Салма) в 1966–1967 гг. // *Биология Белого моря.* М.: Изд-во МГУ. 1970 Т. 3. С. 22–33.
- Перцова Н.М.* Зоопланктон Горла Белого моря и Мезенского залива // *Экология и физиология животных и растений Белого моря.* М.: Изд-во МГУ, 1983. Т. 6. С. 17–25.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н.* Межгодовые изменения биомассы и распределения зоопланктона в Канда拉克шском заливе Белого моря // *Океанология.* 2002. Т. 42. № 2. С. 240–248.
- Примаков И.М.* Структура планктонного сообщества в устьевой части губы Чупа: опыт многомерного анализа // *Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии.* Тр. БиНИИ СПбГУ. Вып. 51. 2004. С. 138–152.
- Примаков И.М., Иванова Н.А., Ласовецкая О.А., Чернова Е.Н.* Исследования морского зоопланктона в Керетской губе // *Вестн. СПб гос. ун-та.* 2009. Сер. 3. Вып. 3. С. 135–144.
- Прыгункова Р.В.* Пространственно-временные изменения структуры и количества зоопланктона Канда拉克шского залива Белого моря в летний период // *Тр. ЗИН АН СССР.* 1987. Т. 172. С. 68–82.
- Рейнеке М.Ф.* Гидрографическое описание Северного берега России. Белое море. СПб.: Мор. тип. Ч. 1. 1883. 514 с.
- Руководство по гидробиологическим работам в океанах и морях. Л.: Гидрометеиздат. 1977. 724 с.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат. 1980. 192 с.
- Сафьянов Г.А.* Эстуарии. М.: Мысль. 1987. 189 с.
- Селифонова Ж.П.* Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона прибрежных вод северо-восточного шельфа Черного моря // *Биол. моря.* 2012. Т. 38. № 1. С. 3–10.
- Хлебович В.В.* Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // *Журн. общ. биол.* 1962. Т. 23. № 2. С. 90–97.
- Хлебович В.В.* Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 1974. 236 с.
- Хлебович В.В.* К биологической типологии эстуариев Советского Союза // *Тр. ЗИН АН СССР.* Л.: Наука. 1986. Т. 141. С. 5–16.
- Численко Л.Л.* Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ. 1981. 208 с.
- Attrill M.J., Rundle S.D.* Ecotone or ecocline ecological boundaries in estuaries // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2002. V. 55. P. 929–936.
<https://doi.org/10.1006/ecss.2002.1036>
- Green J.* The biology of estuarine animals. Seattle: Univ. of Washington Press. 1968. 401 p.

The Structure of the Zooplankton Communities in Sukhoe More Bay, Southeastern White Sea

E. I. Sobko^a, S. I. Klimov^a, N. V. Neverova^a, and O. Yu. Moreva^a

^a*Lavrov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, 163000 Russia*

This paper presents the results of our investigation of the zooplankton communities from Sukhoe More Bay, located in the southeastern part of Dvina Bay of the White Sea, in July–August, 2018. The species composition, quantitative characteristics and spatial distribution of zooplankton were studied. The zooplankton communities are composed of 34 species of hydrobionts. Copepods were the dominant group in the entire study area. The zooplankton communities were characterized by high quantitative indicators. Juvenile stages of copepods were a significant contribution to the formation of the total number of zoocenoses. During high water level, the abundance of zooplankton was 37 000 ind./m³, biomass, 0.6 g/m³ (wet weight). During low water level these parameters were 210 000 ind./m³ and 1.7 g/m³ (wet weight), respectively. The structure, abundance and spatial distribution of zooplankton in the bay are determined by the morphometric features of the reservoir (shallow water), the influence of a complex of environmental factors (temperature and salinity), as well as tidal phenomena.

Keywords: White Sea, coastal ecosystems, salinity gradient, zooplankton, biodiversity

УДК 639.2.081.7(470)(282.2)

ДИНАМИКА ПОТРЕБЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКОЙ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (LINNAEUS, 1758) ПРИ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ХИЩНИКА

© 2023 г. Ф. С. Лобырев* (ORCID: 000-0003-4258-8765)

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва, 119991 Россия

*e-mail: lobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Поставлено описание эксперимента по оценке скорости потребления зоопланктона трехиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) при разной плотности популяции хищника. Дифференциальным уравнением описано изменение численности зоопланктона в зависимости от длительности потребления. Полученная функция с достаточной точностью отражает динамику потребления зоопланктона колюшкой в эксперименте, что указывает на хорошее согласование теоретических предпосылок и практических результатов. Показана связь между динамикой численности жертвы при выедании, ее смертностью и удельной скоростью потребления. Протестирована гипотеза о пропорциональности коэффициента удельной скорости потребления ресурса количеству хищников. Проведен сравнительный анализ динамики потребления жертвы как функции времени и как функции плотности популяции жертвы.

Ключевые слова: модель, эксперимент, кормовое пятно, потребление, хищник, ресурс, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*

DOI: 10.31857/S0134347523060050, **EDN:** IDJAQA

Взаимодействие “хищник–жертва” — это основная стабилизирующая сила, которая сохраняет водные сообщества в устойчивом состоянии. В сбалансированной экосистеме хищничество представляет собой самую масштабную причину смертности (Одум, 1986), благодаря чему большая часть всей продукции экосистемы вовлекается в трофическую сеть (Christensen, Walters, 2004). Величины количественных параметров трофических связей имеют достаточно широкий спектр и зависят от множества факторов, включая важнейший из них — плотность популяций хищника и его жертвы в местах нагула (Ивлев, 1955; Fauchald et al., 2011). Соотношение численности видов хищника и жертвы определяет скорость и длительность потребления пищи, с которыми связаны такие важные показатели, как зависящая от плотности величина удельной смертности жертвы (Ивлев, 1955; Harper, Blake, 1988; Laundré, 2010) и количество энергии, получаемой хищником от потребления ресурса в данный промежуток времени (Ивлев, 1955; Browse et al., 2008; Kotas, Mangel, 2010).

Модель, описывающая динамику потребления хищником жертвы, известна под названием “функционального ответа” (Бигон и др., 1989;

Hunsicker et al., 2011). Функциональный ответ 1-го типа предполагает, что скорость потребления хищником жертвы линейна, пока не достигает насыщения, после чего резко выходит на “плато”; функциональный ответ 2-го типа описывает постепенное возрастание темпов потребления с увеличением плотности жертвы, пока кривая не выйдет на уровень, где скорость потребления становится постоянной независимо от дальнейшего увеличения плотности жертвы; функциональный ответ 3-го типа принципиально отличается тем, что скорость потребления описывается сигмоидальной кривой, что связано с возрастанием у хищника эффективности поиска пищи и/или со снижением времени ее обработки при увеличении плотности кормовых организмов (Hunsicker et al., 2011; Murray et al., 2013; Wasserman et al., 2016; Mofu et al., 2019). Характерная особенность аналитического описания функциональных ответов всех трех типов состоит в том, что аргументом здесь является плотность кормовых организмов; подавляющее большинство опытов посвящено исследованию именно этой зависимости (Houde, Schekter, 1980; Miller et al., 1992; Murray et al., 2013; Hanache et al., 2019). Однако в условиях неравномерного распределения в естественной среде ре-

сурса, очаги плотности которого носят название “кормовых пятен” (Бигон и др., 1989; Бондарчук, Герасимов, 2016; Huntingford, Wright, 1989), не менее важным и интересным является исследование причин, определяющих длительность пребывания хищника на пятне, так называемый “агрегирующий ответ” (Бигон и др., 1989; Oaten, 1977). Длительность пребывания связана с максимизацией энергии, получаемой хищником при потреблении жертвы (Charnov, 1976; Englund et al., 2011), она зависит от исходного количества ресурса и особенностей пищевого поведения хищника (Бигон и др., 1989; Parker, Stuart, 1976; Pyke, 1984). Экспериментальные исследования в этом направлении позволят выявить функциональные особенности питания при разной плотности популяций хищника и жертвы, а также количественно оценить темпы потребления.

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* — эвригалинный вид, широко распространенный по всему среднеширотному Северному полушарию и образующий многочисленные морфобиологические формы в водоемах разных типов (Reimchen, 1994; Karve et al., 2008). Трехиглая колюшка как зоопланктофаг выполняет функцию связующего звена между планктонными организмами и консументами высшего порядка в морских пищевых цепях, становясь ключевым компонентом рационов многих видов позвоночных (Mikhailova, Kasumyan, 2006; Bakhvalova et al., 2016; Genelt-Yanovskiy et al., 2022). Как короткоцикловый и высокопластичный вид, колюшка является традиционным объектом исследования различных физиологических и поведенческих функций (Rushbrook, Barber, 2008; Huntingford, Ruiz-Gomez, 2009; Bell et al., 2010), и, в частности, модельным объектом для изучения пищевого поведения (Михайлова, Касумян, 2010; Касумян, Михайлова, 2014; Mikhailova, Kasumyan, 2006).

Задачами, решаемыми в рамках текущей работы, являлись математическое описание характера и темпов потребления хищником жертвы на основании экспериментальных исследований с участием трехиглой колюшки и двух видов зоопланктонных организмов, а также количественная оценка темпов потребления при разной плотности популяции хищника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальная часть разработана в соответствии с дизайном эксперимента по потреблению колюшкой зоопланктона в воде разной степени мутности (Helenius et al., 2013). Исследование проводили на Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова в период с 30 июня по 25 июля 2022 г. В качестве модельных объектов использовали трехиглую колюшку *Gasterosteus aculeatus* (хищник) и два вида копепоид *Oithona* sp. и *Pseudocalanus* sp. (пищевой ресурс).

Взрослых особей колюшки ($6.2 \text{ см} \pm 0.41 \text{ SD}$), принадлежащих к фенотипической группе *trachurus*, периодически отлавливали в районе пирса и помещали в 50-литровые аквариумы с фильтрованной морской водой при температуре $12\text{--}14^\circ\text{C}$. Перед началом эксперимента каждая особь выдерживала 48-часовое голодание (Helenius et al., 2013). Зоопланктон отбирали ихтиопланктонным сачком в местах поимки колюшки и помещали в отдельный небольшой аквариум. Перед началом эксперимента живой зоопланктон под биноклем с помощью камеры Богорова разделяли на партии по 120 ± 2 экз. Каждый отдельный эксперимент проводили в 10-литровом аквариуме с фильтрованной морской водой, куда предварительно при слабом перемешивании вносили зоопланктон для его равномерного распределения по всему объему воды. Спустя 2–3 мин после внесения зоопланктона в аквариум помещали рыб. Для снижения воздействия визуальных стимулов стенки аквариума закрывали бумагой. После окончания эксперимента рыб отпускали в естественную среду, а оставшийся зоопланктон процеживали и фиксировали в 4%-ном формалине для подсчета в камере Богорова. Количество потребленных объектов оценивали как разницу между изначально внесенным количеством и количеством, оставшимся в аквариуме после окончания эксперимента. Для исключения смещения оценки потребления, связанного с половыми различиями, в эксперименте использовали только самцов.

Эксперименты проводили с единичными экземплярами рыб и группами по три особи. Для единичных особей поставлено 32 опыта с временными интервалами 30, 60, 90 и 120 мин, каждый временной интервал включал 8 экспериментов. Для групп из трех особей поставлено 16 экспериментов с временными интервалами 15, 30, 45 и 60 мин, каждый временной интервал представлен 4-мя экспериментами (табл. 1). Временные интервалы устанавливали на основании двух предварительных тестовых экспериментов по оценке скорости потребления планктона колюшкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 и 2 представлены количественные данные эксперимента по потреблению зоопланктона одной и тремя особями трехиглой колюшки за разные временные интервалы. Динамика среднего количества потребленного зоопланктона во времени свидетельствует о нелинейной скорости потребления кормовых объектов, а также об увеличении скорости потребления ресурса при возрастании плотности хищника (рис. 1). Данные двух опытов с одной рыбой (30 мин — 12 экз. и 120 мин — 23 экз.) исключены из анализа как ста-

тистические выбросы (табл. 1). Предпочтение колюшкой какого-либо одного из двух видов копепод не выявлено, что следует из примерно равного соотношения численности двух видов в остаточной группе зоопланктона после окончания каждого эксперимента.

Динамика численности кормовых объектов в зависимости от длительности выедания формализована, исходя из следующих соображений. Пусть Q_t – количество кормовых единиц, потребленное организмом или группой организмов за время t , а N_C – максимальное количество кормовых единиц, которое организм или группа организмов способны потребить из данного объема (как аналога кормового пятна). Допустим, что (1) интенсивность потребления корма в любой момент времени пропорциональна количеству корма, оставшегося в данном объеме к определенному моменту (Ивлев, 1955), (2) организмы равномерно распределены по кормовому пятну и (3) скорость потребления корма у каждого из хищников в среднем одинаковая. Тогда в любой сколь угодно малый момент времени количество потребленного корма ΔQ будет пропорционально разности между числом кормовых единиц N_C и количеством потребленного к данному моменту корма Q_t , где θ – коэффициент пропорциональности. Данное условие запишется в виде следующего дифференциального уравнения:

$$\frac{\Delta Q}{\Delta t} = \theta(N_C - Q_t), \quad (1)$$

где Δt – элементарный промежуток времени. Решением уравнения (1) является функция вида:

$$Q_t = N_C(1 - \exp(-\theta t)), \quad (2)$$

где θ – коэффициент, определяющий долю потребленной хищником жертвы за единицу времени. Подобная формула была предложена В.С. Ивлевым (Ивлев, 1955), однако аргументом его функции является плотность кормовых организмов, тогда как в данном случае аргументом является время. Функция (2), таким образом, описывает динамику потребления корма Q_t в зависимости от длительности t нахождения хищника на кормовом пятне и начальной численности корма N_V . Функцией (2) в программе STATISTICA 10 аппроксимированы средние количества потребленного корма за отдельные промежутки времени для опытов с одной и тремя рыбами (табл. 1); графики данных функций представлены на рис. 1. Полученные в результате аппроксимации оценки N_C для опытов с одной и тремя рыбами составляют 105 и 106 экземпляров соответственно; величины параметра θ для опытов с одной и тремя рыбами равняются 1.2 и 4.5.

Таблица 1. Количество зоопланктона (экз.), потребленного одной особью *Gasterosteus aculeatus* в экспериментах разной продолжительности

№ опыта	Продолжительность опыта (мин)			
	30	60	90	120
1	37	65	103	98
2	43	50	74	84
3	45	59	77	100
4	70	86	88	23*
5	57	67	108	92
6	12*	64	82	102
7	50	81	95	97
8	59	75	89	101
Среднее	51	68	90	96
SD	11	12	12	6

*Данные исключены из анализа.

Таблица 2. Количество зоопланктона (экз.), потребленного группой из трех особей *Gasterosteus aculeatus* в экспериментах разной продолжительности

№ опыта	Продолжительность опыта (мин)			
	15	30	45	60
1	86	101	97	112
2	53	98	105	109
3	69	75	99	97
4	88	89	103	104
Среднее	74	91	101	108
SD	16	12	4	7

Количество кормовых организмов $N_{B(t)}$, оставшееся в экспериментальном объеме к моменту времени t , оценивается по следующей формуле:

$$N_{B(t)} = N_V - N_C + N_C \exp(-\theta t), \quad (3)$$

где $N_V = 120$ экз. Данная формула выведена путем несложных преобразований функции (2). Наконец, функция, описывающая удельную скорость потребления ресурса хищником v_C , имеет следующий вид:

$$v_C = \exp(-\theta t). \quad (4)$$

Графики функций (3) и (4) для экспериментальных данных, полученных из опыта с одной и тремя рыбами, представлены на рис. 2.

Для оценки связи скорости потребления планктона с числом хищников протестирована

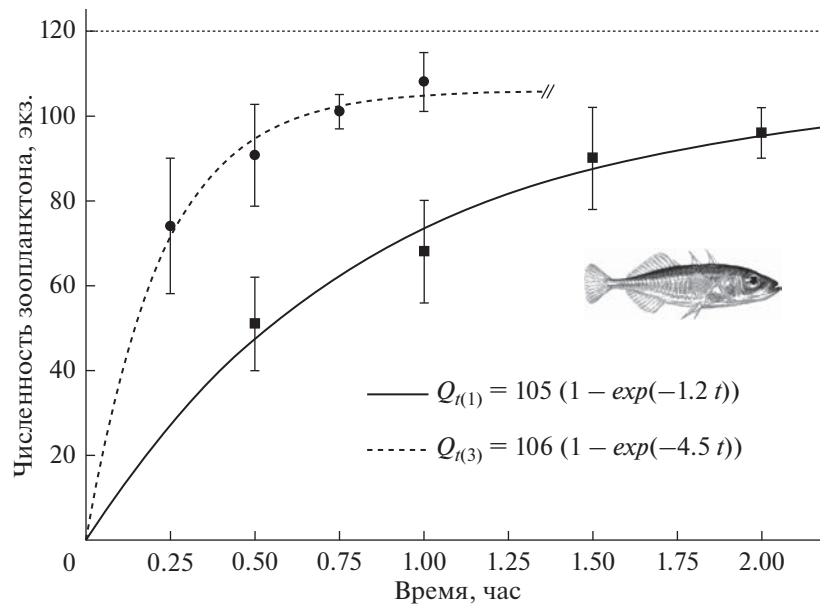


Рис. 1. Динамика потребления корма одной (сплошная линия) и тремя (пунктирная линия) особями *Gasterosteus aculeatus*; вертикальные отрезки равны величинам стандартных отклонений (SD).

гипотеза о пропорциональности коэффициента скорости потребления θ количеству хищника на кормовом пятне. Отношение величин θ для экспериментов с тремя особями колюшек и одной составляет $4.5/1.2 \approx 3.75$, отношение количества рыб в данных группах $3/1 = 3$. Тогда, если скорость потребления жертвы пропорциональна численности хищника, доли $\frac{3.75}{3.75 + 3.00} \times 100\% \approx 56\%$ и

$\frac{3.00}{3.75 + 3.00} \times 100\% \approx 44\%$ должны быть случайным образом отклонены от соотношения 50% : 50%. Для проверки данной статистической гипотезы используется тест хи-квадрат:

$$\chi^2 = \frac{(50 - 56)^2}{50} + \frac{(50 - 44)^2}{50} = 1.44. \quad (5)$$

Величина 1.44 меньше порогового значения $\chi^2 \approx 3.84$ для одной степени свободы при уровне значимости 0.05, что указывает на отсутствие статистически значимых различий между величинами 3.75 и 3.00 и позволяет принять гипотезу о пропорциональности скорости потребления жертвы количеству хищника на кормовом пятне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Форма кривых функции (2) с достаточной точностью повторяет динамику потребления зоопланктона колюшкой в опыте, что указывает на хорошее согласование теоретических предпосылок и результатов эксперимента (рис. 1). Тот

факт, что функция динамики потребления является решением дифференциального уравнения, свидетельствует, что в основу аналитического описания процесса положены физически обоснованные причинно-следственные связи. Следовательно, данная функция обладает прогностическими свойствами и может быть использована для решения практических задач.

Общее количество потребленного планктона в экспериментальном объеме изменяется по экспоненциальному закону, приближаясь к некоторому предельному значению N_C , равному 105 и 106 экз. для опытов с одной и тремя рыбами. Снижение численности зоопланктона в объеме происходит по тому же экспоненциальному закону (рис. 2а); в этом случае коэффициент θ имеет физический смысл удельной скорости потребления ресурса в единицу времени. Величины θ , равные 1.2 и 4.5 для экспериментов с одной и тремя особями, означают, что за любой элементарный промежуток времени численность зоопланктона в данном объеме уменьшается соответственно в 1.2 и 4.5 раза. Слагаемое $N_C \exp(-\theta t)$ уравнения (3) является не чем иным, как функцией кривой популяции Баранова (Баранов, 1918; Sharov, 2020), где θ — коэффициент мгновенной естественной смертности, время^{-1} . Наконец, функция (4) описывает удельную скорость потребления ресурса, что тождественно удельной скорости получения энергии в единицу времени (рис. 2б). Таким образом, видна тесная связь между динамикой чис-

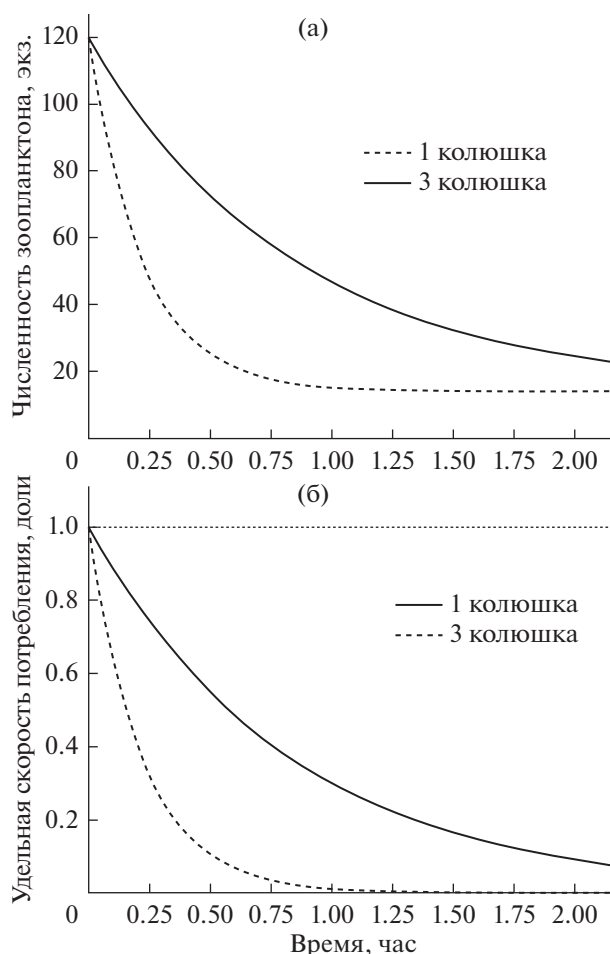


Рис. 2. Динамика численности организмов зоопланктона в экспериментальном объеме (а) и удельная скорость потребления планктона (б) для одной и трех особей *Gasterosteus aculeatus*.

ленности жертвы при выедании, ее смертностью и скоростью получения энергии хищником.

В естественной среде характер потребления определяется множеством факторов, связанных с особенностями пищевой реакции данного хищника на определенный вид жертвы, энергетической ценностью жертвы, а также условиями среды — температурой, освещенностью, мутностью, течением, особенностями ландшафта и т.д. (Townsend, Risebrow, 1982; Fiksen et al., 1998; Anderson, 2001; Helenius et al., 2013; Broom et al., 2021). Общей является лишь концепция потребления, которая, будучи основанной на фундаментальных закономерностях, принципиально схожа у всех массовых групп организмов (Бигон и др., 1989; Parker, Stuart, 1976). Тем не менее, имеется ключевое различие между поведением хищника на кормовом пятне в условиях эксперимента и в естественной среде. В природной среде хищник перестает потреблять ресурс задолго до снижения темпов потребления к нулевой отметке (Бигон и др., 1989;

Parker, Stuart, 1976). Причина кроется в разрежении концентрации жертвы при ее выедании, которое влечет за собой снижение получаемой хищником в единицу времени энергии из-за возрастающих затрат на добычу самой жертвы (Gross et al., 1993; Nolet, Klaassen, 2009). Это приводит к ослаблению агрегирующего ответа и уходу хищника с кормового пятна (Parker, Stuart, 1976). Данная закономерность лежит в основе “переключения” — изменения пищевого предпочтения хищника при снижении плотности традиционного типа жертвы; подобное явление достаточно часто наблюдается в морских экосистемах (Hunsicker et al., 2011; Dunn, Novel, 2020).

В условиях эксперимента оценить пороговую ценность кормового пятна сложно, так как хищник, находясь в ограниченном объеме, “вынужден” продолжать потреблять ресурс. Однако следует отметить тот примечательный факт, что даже в условиях непрерывного выедания в ограниченном объеме асимптота кривой потребления N_C

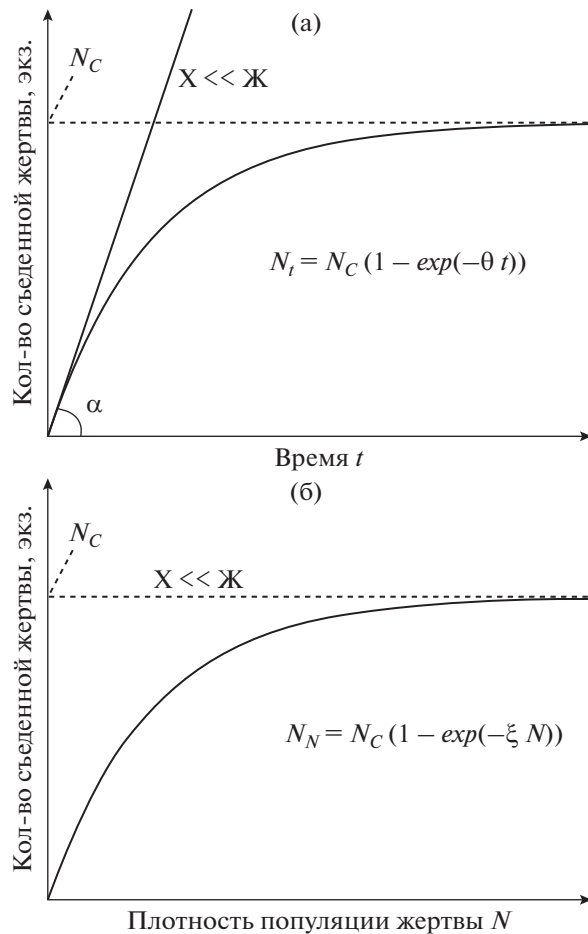


Рис. 3. График зависимости количества съеденной жертвы от времени (а) и от плотности популяции жертвы (функциональный ответ) (б); “ $X \ll J$ ” — условие “плотность популяции жертвы значительно превышает плотность популяции хищника”.

меньше начальной плотности жертвы N_V . Отсюда вытекает важное следствие: если в ограниченном объеме асимптота кривой потребления ниже начальной плотности жертвы, т. е. $N_V - N_C > 0$, то в естественных условиях эта разница будет еще больше, т.к. хищник покидает пятно задолго до выхода кривой функции (2) на “плато” (Parker, Stuart, 1976; Pyke, 1984). Условие $N_V - N_C > 0$ в эксперименте частично можно объяснить насыщением хищника, защитной реакцией жертвы (Ohman, 1988) и так называемой “взаимной интерференцией”, возникающей в результате внутригрупповых взаимодействий (Бигон и др., 1989). Если продолжить эксперимент после достижения функцией (2) асимптоты, то, вероятнее всего, хищник в конце концов полностью потребит оставшееся количество жертвы. Однако очевидно, что в этом случае динамика потребления не будет иметь ничего общего с потреблением в естественной среде.

Функциональные основы динамики потребления являются одним из важнейших механизмов, благодаря которому в экосистеме одновременно решаются две задачи: с одной стороны, ресурс эффективно потребляется, что необходимо для стабильности всей пищевой цепи, с другой стороны, всегда сохраняется определенный пул организмов, при размножении которых восстанавливается утраченная продукция. Тогда, если спроецировать результаты опыта на природную экосистему, количество организмов, оставшихся на кормовом пятне после ухода хищника, можно рассматривать как *биомассу* — в терминах эксперимента это величина $N_{B(t)}$. Количество же потребленных организмов имеет аналог продукции, т.е. суммарной биомассы всех организмов, образовавшейся в результате размножения и роста, в дальнейшем включенной в трофическую цепь — в терминах эксперимента это величина Q_t .

Хищник уходит с кормового пятна задолго до того, как скорость потребления жертвы снизится

до нуля (Бигон и др., 1989; Parker, Stuart, 1976). Тем не менее, даже если бы потребление продолжалось до предела, равного N_C , оставшегося количества зоопланктона хватило бы для восстановления утраченной продукции. Покажем это на следующем примере, используя производный коэффициент P/B (продукция/биомасса), время⁻¹ (Christensen, Walters, 2004). Допустим, что функция (2) отражает в долях динамику годового потребления зоопланктона в экосистеме. Данное допущение справедливо, так как общее количество зоопланктона в экосистеме складывается из суммарного количества зоопланктона всех имеющихся кормовых пятен, а если потребление ресурса на каждом пятне идет по экспоненциальному закону, то суммарная динамика потребления имеет ту же закономерность. Для копепод Белого моря $P/B = 21/\text{год}$ (Guénette et al., 2001) означает, что любая копепода в пересчете на численность производит в среднем 21 особь в год. Теперь допустим, что динамика потребления в опыте в процентном отношении повторяет динамику потребления хищником жертвы в естественной среде, а выедание продолжается до порогового значения численности, равного N_C . В этом случае после ухода хищника с кормового пятна в объеме остается $N_V - N_C = 120 - 106 = 14$ экз. копепод, или $14/120 \approx 0.12$ от начального количества. Тогда, с учетом величины $P/B = 21/\text{год}$, восстановленная после размножения продукция копепод равняется $14 \times 21 = 294$ экз., что превышает количество копепод, погибших от хищничества, в $294/106 \approx 2.8$ раза. Имеющуюся разницу можно отнести на счет того, что в естественной среде не весь зоопланктон потребляется одним видом хищника; кроме того, часть планктона гибнет от не связанных с хищничеством причин, переходя в детрит с последующей минерализацией (Одум, 1986; Голубков и др., 2018).

Важный аналитический итог настоящей работы — сравнительный анализ динамики потребления жертвы в зависимости от времени потребления (данные текущего исследования) и в зависимости от численности самой жертвы (литературные данные), где в обоих случаях динамика описывается одним и тем же дифференциальным уравнением. Функциональные различия станут заметными, если плотность жертвы существенно превысит плотность хищника (Figuey et al., 2018), в результате чего потребление выйдет на некоторый постоянный максимальный уровень (Бигон и др., 1989). Тогда в первом случае устойчивость потребления выразится через величину угла наклона α линейной функции, где тангенс $\alpha = \text{const}$ задает скорость потребления жертвы в единицу времени (рис. 3а), а во втором — через

линейную функцию с тангенсом угла наклона равным 0, график которой параллелен оси абсцисс (рис. 3б). В обоих случаях поддержание темпов потребления на максимальном уровне определяется одними и теми же причинами, однако в силу разной природы аргументов (времени и плотности жертвы) стабильность отразится в разной функциональной зависимости. Следовательно, в полной мере картина потребления видна только при совместном анализе динамики потребления с точки зрения ее зависимости как от времени, так и от количества ресурса.

Результаты исследования показали, что при определенных соотношениях численности хищника и жертвы на пятне скорость потребления ресурса пропорциональна численности хищника. Данная пропорциональность, очевидно, будет сохраняться в достаточно узких границах относительного обилия хищника и пищевого ресурса, что можно доказать следующим образом. Если численность жертвы снизится до порогового значения, последует ослабление агрегирующего ответа и уход хищника с пятна. С другой стороны, если численность жертвы превысит определенный порог, скорость потребления ресурса выйдет на максимальный уровень и уже не будет меняться с увеличением численности жертвы. Аналитический подход, таким образом, позволяет даже без дополнительных экспериментальных исследований выбрать адекватную функциональную зависимость для описания темпов потребления, ориентируясь лишь на текущее состояние численности хищника и жертвы данного вида в конкретных условиях.

Результаты представленного экспериментального исследования могут быть использованы для решения ряда прикладных задач. Например, понимание природы потребления хищником ресурса и аналитическое описание процесса позволят корректно отразить данную составляющую в различных математических моделях, посвященных морским экосистемам (Rastetter et al., 1992; Kishi et al., 2010; Gaichas et al., 2010). Исследования фундаментальных основ динамики потребления и функциональных ответов важны также и с прогностической точки зрения (Вах 1998; Anderson, 2001). Например, оценка биомассы промысловой части запаса, рассчитываемая на основании промысловых уловов, может быть скорректирована через биомассу кормового ресурса с учетом, в частности, темпов потребления при данной плотности популяции хищника и жертвы. Благодаря аналитическому описанию скорости потребления может быть уточнена величина такого важного трофодинамического параметра, как экотрофическая эффективность ресурса (Christensen, Walters, 2004). Наконец, взгляд на взаимодействия инва-

живных и аборигенных видов, в том числе, через призму количественных показателей потребления может внести свою лепту в анализ потенциальной устойчивости новых экосистем (Barrios-O'Neill et al., 2014; Britton et al., 2010).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Исследование было проведено в соответствии с руководящими принципами ARRIVE arriveguidelines.org /.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам Беломорской биологической станции МГУ за предоставление условий для проведения работы и консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. Отдела рыбоводства и научно-промысл. исслед. 1918. Т. 1. Вып. 2. С. 84–128.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. 1989.
- Бондарчук О.Л., Герасимов Ю.В. Особенности пищевого и поискового поведения молоди стерляди при прудовом и бассейновом подращивании // Изв. КГТУ. 2016. № 42. С. 30–38.
- Голубков С.М., Адриен Н.В., Голубков М.С. и др. Пищевые цепи и их динамика в экосистемах мелководных озер с различной соленостью воды // Экология. 2018. Т. 49. С. 391–398.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищпромиздат. 1955. 246 с.
- Касумян А.О., Михайлова Е.С. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. С. 446–469.
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в морских и пресных водах // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 828–840.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир. 1986.
- Anderson T.W. Predator responses, prey refuges, and density-dependent mortality of a marine fish // Ecology. 2001. V. 82. P. 245–257.
- Bakhvalova A.E., Ivanova T.S., Ivanov M.V. et al. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. V. 17. № 3. P. 317–334.
- Barrios O'Neill D., Dick J.T.A., Emmerson M.C. et al. Fortune favours the bold: A higher predator reduces the impact of a native but not an invasive intermediate predator // J. Anim. Ecol. 2014. V. 83. P. 693–701.
- Bax N. The significance and prediction of predation in marine fisheries // ICES Mar. Sci. Symp. 1998. V. 55. P. 997–1030.
- Bell A.M., Henderson L., Huntingford F.A. Behavioral and respiratory responses to stressors in multiple populations of threespined sticklebacks that differ in predation pressure // J. Comp. Physiol. Part B. 2010. V. 180. P. 211–220.
- Britton J.R., Davies G.D., Harrod C. Trophic interactions and consequent impacts of the invasive fish *Pseudorasbora parva* in a native aquatic foodweb: a field investigation in the UK // Biol. Invasions. 2010. V. 12. P. 1533–1542.
- Broom C.J., South J., Weyl O. Prey type and temperature influence functional responses of threatened endemic Cape Floristic Ecoregion fishes // Environ. Biol. Fishes. 2021. V. 104. P. 797–810.
- Browse U., Hence R.B., Rall B.C. et al. Foraging theory predicts predator–prey energy fluxes // J. Anim. Ecol. 2008. V. 77. P. 1072–1078.
- Charnov E. Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Pop. Biol. 1976. V. 9. P. 129–136.
- Christensen V., Walters C. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations // Ecol. Model. 2004. V. 172. P. 109–139.
- Dunn R.P., Hovel K.A. Predator type influences the frequency of functional responses to prey in marine habitats // Biol. Lett. 2020. V. 16. 20190758.
- Englund G., Öhlund G., Hein C., Diehl S. Temperature dependence of the functional response // Ecol. Lett. 2011. V. 14. P. 914–921.
- Fauchald P., Erikstad K.E., Skarsfjord H. Scale-dependent predator–prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey // Ecology. 2011. V. 81. P. 773–783.
- Fiksen Ø., Utne A.C.W., Aksnes D.L. et al. Modelling the influence of light, turbulence and ontogeny on ingestion rates in larval cod and herring // Fish. Oceanogr. 1998. V. 7. P. 355–363.
- Furey N.B., Armstrong J.B., Beauchamp D.A., Hinch S.G. Migratory coupling between predators and prey // Nat. Ecol. Evol. 2018. V. 2. P. 1846–1853. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0711-3>
- Gaichas S.K., Aydin K.Y., Francis R.C. Using food web model results to inform stock assessment estimates of

- mortality and production for ecosystem based fisheries management // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2010. V. 67. P. 1490–1506.
- Genelt-Yanovskiy A.S., Polyakova N.V., Ivanov M.V. et al. Tracing the food web of changing Arctic Ocean: trophic status of highly abundant fish, *Gasterosteus aculeatus* (L.), in the White Sea recovered using stomach content and stable isotope analyses // *Diversity*. V. 14. № 11. P. 955–2022.
<https://doi.org/10.3390/d14110955>
- Gross J., Shipley L., Hobbs N. et al. Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model // *Ecology*. 1993. V. 74. P. 778–791.
- Guénette S., Christensen V., Pauly D. Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: Models and analyses. Fisheries Centre, Univ. of British Columbia. 2001. V. 3. 350 p.
- Hanache P., Spataro T., Format C., et al. Noise-induced reduction in the attack rate of a planktivorous freshwater fish revealed by functional response analysis // *Freshwater. Biol.* 2020. P. 75–85.
- Harper D., Blake R. Energetics of piscivorous predator-prey interactions // *J. Theor. Biol.* 1988. V. 134. P. 59–76.
- Helenius L.K., Borg J.P.G., Nurminen L. et al. The effects of turbidity on prey consumption and selection of zooplanktivorous *Gasterosteus aculeatus* L. // *Aquat. Ecol.* 2013. V. 47. P. 349–356.
- Houde E., Schekter R. Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses // *Environ. Biol. Fishes.* 1980. V. 5. P. 315–334.
- Hunsicker M.E., Ciannelli L., Bailey K.M. et al. Functional responses and scaling in predator-prey interactions of marine fishes: contemporary issues and emerging concepts // *Ecol. Lett.* 2011. V. 14. P. 1288–1299.
- Huntingford F.A., Ruiz-Gomez M.L. Three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* as a model for exploring behavioural biology // *J. Fish Biol.* 2009. V. 75. P. 1943–1976.
- Huntingford F.A., Wright P.J. How stickleback learn to avoid dangerous feeding patches // *Behav. Processes.* 1989. V. 19. P. 181–189.
- Karve A.D., von Hippel F.A., Bell M.A. Isolation between sympatric anadromous and resident threespine stickleback species in Mud Lake, Alaska // *Environ. Biol. Fishes.* 2008. V. 81. P. 287–296.
- Kishi M.J., Kashiwai M., Ware D.M. et al. NEMURO – a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem // *Ecol. Model.* 2007. V. 202. P. 12–25.
- Kottas C., Mangel A.M. Bayesian analysis of size-dependent overwinter mortality from size-frequency distributions // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 1016–1024.
- Laundré J.W. Behavioral response races, predator-prey shell games, ecology of fear, and patch use of pumas and their ungulate prey // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 2995–3007.
- Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. Comparison of taste preferences in the three-spined *Gasterosteus aculeatus* and nine-spined *Pungitius pungitius* sticklebacks from the White Sea Basin // *J. Ichthyol.* 2006. V. 46. Suppl. 2. P. S151–S160.
<https://doi.org/10.1134/s003294520611004x>
- Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A., Binkowski F.P. Body size and the ontogeny of the functional response in fishes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. V. 49. P. 805–812.
- Mofu L., South J., Wasserman R.J. et al. Inter-specific differences in invader and native fish functional responses illustrate neutral effects on prey but superior invader competitive ability // *Freshwater Biol.* 2019. fwb.13361.
- Murray G.P.D., Stillman R.A., Gozlan R.E. et al. Experimental predictions of the functional response of a freshwater fish // *Ethology*. 2013. V. 119. P. 751–761.
- Nolet B., Klaassen K. Retrodicting patch use by foraging swans in a heterogeneous environment using a set of functional responses // *Oikos*. 2009. V. 118. P. 431–439.
- Oaten A. Optimal foraging in patches: a case for stochasticity // *Theor. Pop. Biol.* 1977. V. 12. № 3. P. 263–285.
- Ohman M.D. Behavioral responses of zooplankton to predation // *Bull. Mater. Sci.* 1988. V. 43. P. 530–550.
- Parker G.A., Stuart R.A. Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds // *Am. Nat.* 1976. V. 110. P. 1055–1076.
- Pyke G. Optimal foraging theory: a critical review // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1984. V. 15. P. 523–575.
- Rastetter E.B., King A.W., Cosby B.J. et al. Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems // *Ecol. Appl.* 1992. V. 2. P. 55–70.
- Reimchen T.E. Predators and evolution in threespine stickleback // *Evolution of the threespine stickleback*. Oxford: Oxford Univ. Press. 1994. P. 240–273.
- Rushbrook B.J., Barber I.A. Comparison of nest building by threespined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* from still and flowing waters // *J. Fish Biol.* V. 2008. V. 73. P. 746–752.
- Sharov A. The unknown Baranov. Forty years of polemics over the formal theory of the life of fishes // *ICES J. Mar. Sci.* 2020. V. 78. P. 743–754.
- Townsend C., Risebrow A. The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish // *Oecologia*. 1982. V. 53. P. 293–295.
- Wasserman R.J., Mhairi A., Tatenda D. et al. Using functional responses to quantify interaction effects among predators // *Funct. Ecol.* 2016. V. 30. P. 1988–1998.

Dynamics of Zooplankton Consumption by the Three-speed Stickleleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at Different Densities of the Predator

F. S. Lobyrev

Lomonosov Moscow State University (MSU), Biological Faculty, Moscow, 119991 Russia

An experiment was set up to estimate the rate of zooplankton consumption by the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at different predator densities. A differential equation describes the dynamics of zooplankton abundance depending on duration of predator feeding. The derived function accurately characterizes the rate of zooplankton consumption by stickleback in the experiment, demonstrating a good agreement between the theoretical prerequisites and the experimental results. The relationship between changing a number of prey during predation, its mortality and consumption rate was revealed. The hypothesis of consumption rate proportional to the number of predators was tested. A comparative analysis of ingestion rate as a function of time and a function of prey density was performed.

Keywords: model, experiment, feeding patch, consumption, predator, resource, three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*

УДК 591.5:594.133

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНЫЙ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ *MYA JAPONICA* JAY, 1857 (BIVALVIA: MYIDAE) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. Н. И. Селин* (ORCID: 0000-0003-0793-9371)

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: nikselin@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.03.2023 г.

После доработки 31.05.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

В июле–августе 2022 г. исследовали пространственное распределение и состав локальных скоплений двустворчатого моллюска *Mya japonica* Jay, 1857 в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря). *M. japonica* встречалась почти по всему заливу в широком диапазоне глубин от 0 до 22 м при температуре воды от -1.9 до 25°C и солёности от 0 до 34‰. Наиболее обильна мия японская была на мелководных участках бухт, закрытых от прямого воздействия волн, где на глубине до 4–5 м плотность поселения моллюска достигала 27 экз./м², а биомасса почти 4 кг/м², что составляло в среднем 56% от всей биомассы макрозообентоса. С увеличением глубины и продвижением от кутовой части залива к открытому морю численность *M. japonica* снижалась на один–два порядка. Локальные скопления существенно различались по размерному и возрастному составу, частотному распределению моллюсков, свидетельствующим о характере пополнения донного населения молодью, а также долей особей промыслового размера, которая колебалась от 37 до 98%. Обсуждаются причины выявленных особенностей распределения и состава населения *M. japonica*.

Ключевые слова: двустворчатый моллюск *Mya japonica*, пространственное распределение, состав локальных поселений, условия обитания, сопутствующая фауна, залив Петра Великого, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347523060062, **EDN:** HCWUHD

Семейство Myidae Lamarck, 1809 включает около 25 видов космополитического распространения (Coan et al., 2000; Coan, Valentich-Scott, 2012), среди которых пять относятся к роду *Mya* Linnaeus, 1758. Эти промысловые моллюски образуют массовые поселения на литорали и в верхней сублиторали, что объясняет интерес исследователей к изучению их биологии, роли в биогеохимии среды и в функционировании донных сообществ, а также к оценке особенностей распределения и обилия (Максимович, 1989; Hanks, 1963; Baker, Mann, 1991; Hansen et al., 1996, и др.). В северо-западной части Японского моря обитает мия японская *Mya japonica* Jay, 1857, известная также из других дальневосточных морей России, прибрежных вод Кореи и Китая, Британской Колумбии и Тасмании (Скарлато, 1981; Lutaenko, Noseworthy, 2012; Dann et al., 2020, и др.). Данные по биологии моллюсков этого вида в открытой печати немногочисленны в отличие от близкородственного вида *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, значительное морфологическое сходство с которым до недавнего времени приводило к путанице в определении этих моллюсков и к сведению

M. japonica в синоним. Основная доступная информация, касающаяся *M. japonica*, включает описание внешней морфологии и мест обитания (Скарлато, 1981; Атлас двустворчатых ..., 2000; Higo et al., 1999; Okutani, 2000; Zhang et al., 2018), а также данные о сроках размножения, обилии личинок в планктоне и времени их оседания на дно (Масленникова, 1981; Дзюба, Масленникова, 1987; Куликова, Колотухина, 1990). Для рационального использования официально промышляемого объекта, каковым является *M. japonica* (Правила рыболовства..., 2022), и оценки его роли в прибрежных донных сообществах этих сведений явно недостаточно.

Цель работы – изучить пространственное распределение и оценить обилие и структуру локальных поселений *M. japonica* из зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пространственное распределение *Mya japonica* и сопутствующих макроформ инфауны верхних

слоев грунта (далее — макробентос) исследовали с привлечением легководолазного снаряжения в июле—августе 2022 г. в зал. Восток на двух участках (рис. 1), визуально различавшихся условиями среды и составом донного населения. Первый полигон располагался в кутовой части, недоступной для проникновения волн из открытой части залива. По классификации биономических типов сублиторали (Лукин, Фадеев, 1982) этот участок залива относится к хорошо защищенному побережью второй степени прибойности. Здесь от берега в сторону глубоководной части залива вдоль склона были выполнены пять станций (далее — ст.) на глубине 0.3–0.7, 1.0–1.5, 3–5, 6–7 и 8–10 м. Ст. 1 представляла собой гравийно-галечный с крупным песком прибрежный участок дна с подвижным эпибентосом, представленным морскими звездами *Patiria pectinifera*, раками-отшельниками *Pagurus* spp. и прибрежными крабами *Hemigrapsus* spp., а также единичными особями ползарывшихся в грунт хищных брюхоногих моллюсков *Cryptonatica yanthostoma* и *Boreotrophon candellabrum*. Ст. 2 характеризовалась небольшим уклоном дна и едва заметным заилением песчаного осадка, включавшего редкие валуны малого и среднего размера, а также гальку. Здесь были обычны небольшие агрегации крупных двустворчатых моллюсков мидии Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолуса *Modiolus kurilensis* с комплексом сопутствующих организмов, таких как морские звезды, голотурии, брюхоногие моллюски и др. Ст. 3 представляла собой сходный по эпифауне наклонный участок дна, где верхние 5–10 см осадка из-за остатков корневищ недавно существовавших здесь зарослей морской травы zostеры *Zostera marina* и относительно высокого содержания в песке частиц ила были более плотными, чем на ст. 2. Для этой станции характерна сравнительно высокая численность морских звезд, брюхоногих моллюсков и раков-отшельников. На ст. 4 агрегации крупных митилид были наиболее массовыми, илистый песок включал остатки раковин двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также многочисленную гальку. Ст. 5 охватывала нижний участок склона и плоский участок илистого дна, где тоже встречались единичные агрегации митилид.

Второй полигон располагался у относительно открытого скально-валунного берега, подверженного в штормовую погоду скользящему воздействию волн, распространяющихся вдоль береговой черты во внутреннюю часть залива с юго-востока и юга. Этот участок залива относится к умеренно защищенному побережью третьей степени прибойности (Лукин, Фадеев, 1982). Здесь были выполнены три станции на глубине 3.0, 4.0–5.0 и 8–10 м (соответственно ст. 6, 7 и 8). Ст. 6 располагалась у основания скально-валунного берега. Чистый промытый песок залегал на глубину 25–30 см, ниже располагались валуны и скальные ма-

теринские породы. Иногда встречались крупные валуны, окатанные вершины которых торчали из песка. Ст. 7 располагалась на удалении 50–60 м от берега на глубине 4–5 м. Визуально эпифауна была представлена редкими особями морского ежа *Mesocentrotus nudus* и морских звезд *Asterias amurensis* и *P. pectinifera*. Слой чистого песка составлял 30–40 см, его подстилали многочисленные раковины двустворчатых моллюсков, валуны и материковые скальные породы. По мере удаления от берега и увеличения глубины участок песчаного дна сменялся валунной грядой, уходящей в виде подводной косы на юго-восток. На глубине 6 м в 60–100 м от берега валунная гряда образует резкий свал до 8 м. От основания свала в сторону мористой части залива распространяется пологое песчаное дно. Ст. 8 на глубине более 8 м представляла собой типичный биотоп заиленных песчаных грунтов залива, составляющих значительную часть дна (Тарасов, 1978).

В условиях удовлетворительной видимости (ст. 1, 2, 6, 7 и 8) всех зарывающихся животных собирали путем послойного смыва донного осадка (“археологический метод”, по: Dworschak et al., 2012) в питомзу из сетки с размером ячеей около 1.5 мм. На участках с плотным осадком использовали небольшую лопату. Во всех случаях грунт просматривали в рамке площадью 1.0 м² на глубину 40 см или мельче при наличии подстилающего слоя из валунов и/или скал. На каждой станции обрабатывали по 20 рамок, случайным образом расположенных вдоль изобаты. В районе полигона I исследованием охвачена площадь дна около 1 га, полигона II — почти 1.5 га.

Моллюсков и других представителей макробентоса из проб подсчитывали и взвешивали для оценки плотности поселения и биомассы. Размерный состав *M. japonica* анализировали, измеряя длину раковины у всех особей штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Индивидуальный возраст моллюсков оценивали несколькими взаимодополняющими методами: по кольцам роста на просвет, а также по скульптурным и структурным меткам на наружной поверхности и на спиле раковины и хондрофора (Newcombe, 1936; Feder, Paul, 1974; Brousseau, 1979; Золотарев, 1876, 1980, 1989; MacDonald, Thomas, 1980, 1982; Максимо-вич, 1989; Maximovich, Guerassimova, 2003).

В районе полигонов I и II на разной глубине колонки грунта взяли для оценки гранулометрического состава осадка. Анализ выполняли весовым методом в соответствии с классификацией осадков по Парсонсу с соавторами (1982). При статистической обработке эмпирических данных использовали обычные приемы дисперсионного анализа из пакета прикладных компьютерных программ SPSS17. Размерный и возрастной составы поселений *M. japonica* на разной глубине в

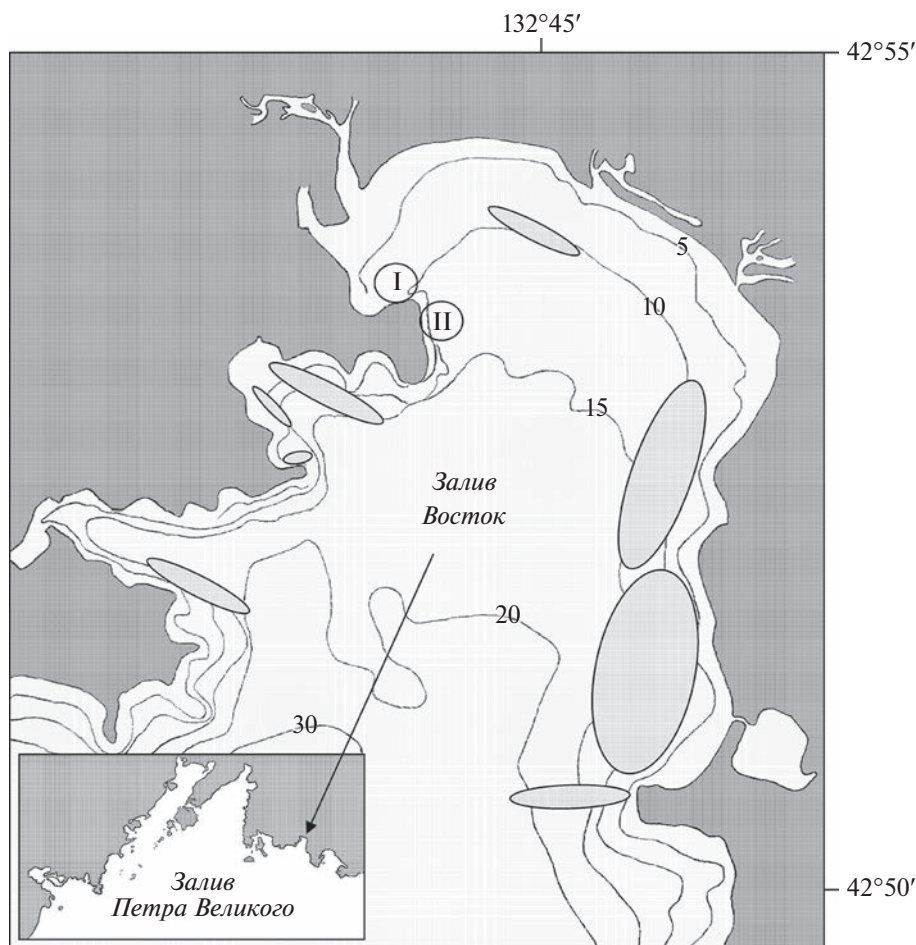


Рис. 1. Карта-схема района исследований в зал. Восток Японского моря. I и II — полигоны количественного учета *Mya japonica* в 2022 г.; эллипсы — места обнаружения *M. japonica* в предыдущих исследованиях автора; волнистые линии и цифры на них — изобаты с глубинами, м.

районе полигона I, где были получены массовые выборки моллюсков (ст. 1, 2 и 3), сравнивали, используя непараметрический критерий Крускала—Уоллиса. Апостериорные сравнения выполнены с помощью критерия Манна—Уитни при скорректированном уровне статистической значимости $p' < 0.017$ (поправка Бонферрони), дающем объективные результаты расчетов при небольшом количестве сравнений (в нашем случае — три). Этот же парный критерий использовали для оценки сходства (различия) состава поселений моллюсков между полигонами, объединив весь материал в две выборки (соответственно ст. 1—5 и ст. 6—8). При обсуждении результатов исследования использовали неопубликованные данные автора о находках *M. japonica* в зал. Восток в предшествующие годы.

Видовые названия животных приведены в соответствии с базой данных World Register of Marine Species (WoRMS).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственное распределение

В районе полигона I моллюски *Mya japonica* встречались почти от уреза воды до глубины 7 м. Вблизи от берега на глубине 0.3–0.7 м среди небольших валунов в гравийно-галечном грунте с относительно низким содержанием песка (рис. 1; табл. 1), толщина слоя которого до подстилающего скального основания составляла 15–20 см, средняя плотность поселения мий японской ($\pm$ стандартное отклонение) была 16 ± 7 экз./м² (максимальная — 27 экз./м²), средняя биомасса — 1064.86 ± 480.83 г/м² (максимальная — 1849.50 г/м²) (рис. 2). Моллюски зарывались до подстилающего скального основания. В состав сопутствующего макробентоса входили двусторчатый моллюск *Saxidomus purpurata*, актиния *Anthopleura* sp. и декапода *Upogebia issaeffi*. Суммарная биомасса животных, 97% которой приходилось на *M. japonica*, составляла в среднем 1098.61 ± 484.44 г/м².

Таблица 1. Гранулометрический состав осадка (в %) в районе полигонов I и II в зал. Восток Японского моря

№ станции	Глубина, м	Гравий, галька (>2 мм*)	Песок		Ил (<0.05 мм)
			1.0–2.0 мм	0.05–1.0 мм	
1	0.3–0.7	58.5	14.0	25.8	1.7
2	1.0–1.5	10.0	17.1	71.0	1.9
3	3.0–5.0	10.2	21.0	63.6	5.2
4	6.0–7.0	6.8	11.3	42.5	39.4
5	8.0–10.0	3.2	—	5.4	91.4
6	3.0	—	2.2	93.4	4.4
7	4.0–5.0	—	0.9	92.9	6.2
8	8.0–10.0	1.4	5.9	85.5	7.2

* Размер частиц грунта.

На ст. 2 на удалении 15–20 м от берега на глубине 1.0–1.5 м, где грунт включал значительную долю песка и следы ила, моллюски закапывались на глубину 20–25 см. Плотность поселения составляла 14 ± 5 экз./м² (максимальная – 27 экз./м²), биомасса – 1256.57 ± 453.24 г/м² (максимальная – 1966.80 г/м²). Среди сопутствующих видов макро-

бентоса кроме двустворчатых моллюсков *S. purpurata*, *Ruditapes philippinarum* (молодь) и *Callista brevisiphonata*, отмечены также декапода *U. issaeffi*, актинии, немертина *Cerebratulus* sp. и полихета *Chaetopterus variopedatus*. Суммарная биомасса животных составляла 1548.66 ± 539.12 г/м², доля *M. japonica* – 81.1%. Значительная часть населения представлена *S. purpurata* (13.5%).

На ст. 3 на глубине 3–5 м было заметно заиление грунта. Средняя плотность поселения мии японской, закапывавшейся на глубину 20–30 см, составляла 3 экз. на 2 м² (максимальная – 3 экз./м²), биомасса – 173.94 ± 164.16 г/м² (максимальная – 443.1 г/м²). Видовой состав сопутствовавшего макробентоса был почти таким же, как на глубине 1.0–1.5 м: отсутствовали *R. philippinarum*, актинии и немертины, но обнаружены немногочисленные особи двустворчатых моллюсков *Felaniella usta*, *Protocallithaca adamsi* и *Macoma tokyoensis*. Суммарная биомасса животных была 1031.31 ± 376.21 г/м²; доля *Mya japonica* – 16.9%. По биомассе заметно преобладал *S. purpurata* (623.78 ± 324.98 г/м² или 60.5%), обильно представлен *C. brevisiphonata* (149.06 ± 131.60 г/м²; 14.5%).

На большем удалении от берега при увеличении глубины до 6–7 м песок сменялся илистым песком. Средняя плотность поселения *M. japonica* составляла 1 экз. на 5 м², биомасса – менее 27 г/м². В составе населения, включавшего 8 видов, не зарегистрированы *F. usta* и *U. issaeffi*, но впервые встречены единичные особи *Mya truncata* и *Macoma scarlati* (1 экз. на 3 м²). Суммарная биомасса животных равнялась 214.20 ± 134.49 г/м²; доля *Mya japonica* составляла 12.4%. Основная часть биомассы приходилась на *P. adamsi* (132.54 ± 90.86 г/м² или 61.9%).

На ст. 5, где осадок был представлен илом с небольшим содержанием гравия и песка, *M. japonica* не обнаружили. Макробентос включал пять видов двустворчатых моллюсков: *P. adamsi*, *Macoma*

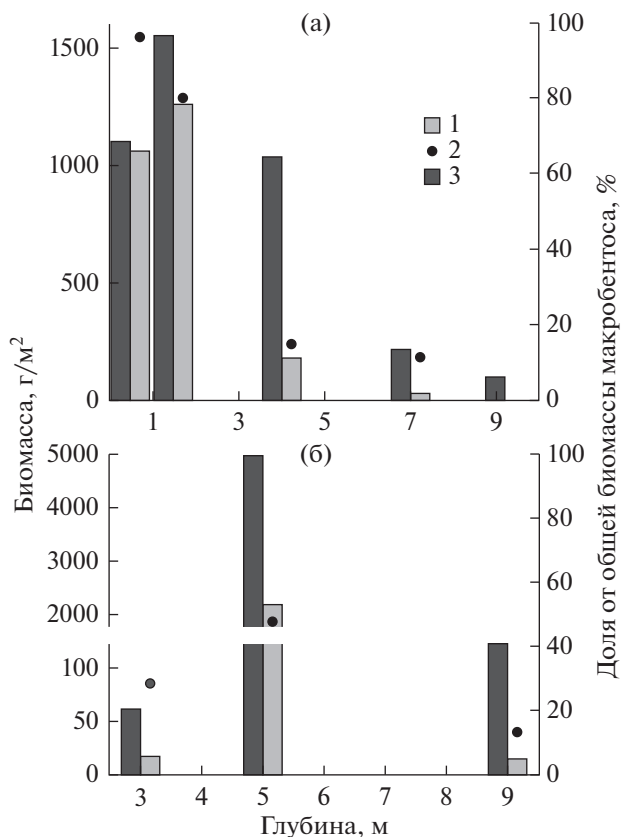


Рис. 2. Биомасса макробентоса (3) и *Mya japonica* (1) в районе полигона I (а) и II (б) в зал. Восток Японского моря. 2 – доля *M. japonica* от общей биомассы организмов инфауны.

tokyoensis, *M. scarlatoi*, *Mya truncata* и *Panopea japonica*. Суммарная биомасса животных составляла около 100 г/м², из которой 90.2% приходилось на *P. adamsi*.

В районе полигона II у основания скально-валунного берега на глубине 3 м в зоне относительно высокой турбулентности воды в штормовую погоду средняя плотность поселения *M. japonica* составляла 1 экз. на 5 м², биомасса — 17.5 г/м². Моллюски закапывались в чистый, почти не заиленный слой средне- и мелкозернистого песка, упираясь передней частью раковины в скальный грунт и/или валуны. Сопутствующий макробентос был представлен двустворчатыми моллюсками *S. purpurata*, *F. usta* и *Macra chinensis* (молодь), а также полихетой *C. variopedatus* и единичными особями сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum*. Суммарная биомасса животных равнялась 60.1 г/м². Наибольшая часть биомассы приходилась на *S. purpurata* (49.1%); доля *Mya japonica* была 29.1%.

На ст. 7 в осадке, сходном по структуре с осадком на ст. 6, средняя плотность поселения *M. japonica* составляла 15 ± 9 экз./м² (максимальная — 25 экз./м²), биомасса — 2251.10 ± 1279.12 г/м² (максимальная — 3901.00 г/м²). Обычно моллюски закапывались на глубину 30–35 см. Им сопутствовали 13 видов макробентоса, среди которых помимо животных, уже отмеченных для ст. 6, присутствовали двустворчатые моллюски *R. philippinarum*, *Acila insignis*, *Mercenaria stimpsoni* (молодь), *Solen krusunshterni* (молодь), *Spisula sachalinensis* (молодь) и *C. brevisiphonata*, а также брюхоногий моллюск *C. yanthostoma* и представитель полухордовых *Balanoglossus* sp. Суммарная биомасса животных была 4941.79 ± 2424.02 г/м². Наибольший вклад в биомассу вносил *S. purpurata* (49.1%), доля *Mya japonica* была несколько меньше — 45.6%.

За валунной грядой на ст. 8 грунт немного жестче, чем на других станциях этого полигона. Плотность поселения и биомасса *M. japonica* здесь были значительно ниже, чем на ст. 7 и почти такими же, как на ст. 6. Видовой состав сопутствующего макробентоса существенно изменился, такие двустворчатые моллюски как *R. philippinarum*, *Macra chinensis*, *S. sachalinensis*, *Mercenaria stimpsoni* и *S. krusunshterni* отсутствовали, но появились *Protocallithaca adamsi* и *Thracia itoi*, кроме них встречались офиуры *Ophiura sarsii* и немногочисленные другие относительно мелкие животные. Суммарная биомасса макробентоса составляла 123.92 г/м². Преобладали *P. adamsi* (34.9%), значительной была доля *S. purpurata* (20.3%), *C. brevisiphonata* (12.9%) и мелких *Acila insignis* (14.2%). Доля особей *Mya japonica* по биомассе составляла 13.6%.

Размерный состав поселений

В зал. Восток длина раковины особей *M. japonica* варьировала от 24.4 до 112.0 мм. В районе ст. 1 на полигоне I поселение *M. japonica* было представлено моллюсками с длиной раковины от 56.5 до 102.1 мм (средняя ± стандартное отклонение = 77.7 ± 8.6 мм) (рис. 3). На ст. 2 моллюски были как более мелкими, так и более крупными, чем на ст. 1: длина раковины изменялась от 24.4 до 111.3 мм (средняя 85.6 ± 10.1 мм). На ст. 3 встречались особи с длиной раковины от 38.3 до 108.0 мм (средняя 90.2 ± 16.5 мм). На ст. 4 обнаружены всего четыре особи *M. japonica* (длина раковин 85.2, 97.6, 101.5 и 115.0 мм, средняя 99.9 ± 12.3 мм), на ст. 5 мия японская не найдена. Моллюски промыслового размера (длина раковины больше 80 мм) на ст. 1, 2 и 3 составляли 37.3, 77.4 и 84.4% населения соответственно.

На полигоне II на прибрежной ст. 6 собраны только две особи *M. japonica*. Длина раковины равнялась 89.7 и 94.6 мм. На ст. 7 зарегистрированы моллюски с длиной раковины от 78.0 до 112.0 мм (средняя 95.7 ± 7.7 мм); особи промыслового размера составляли 98.2% населения. На самой глубоководной ст. 8 были собраны три особи с длиной раковины 56.5, 106.0 и 111.9 мм.

При множественном сравнении выборок моллюсков со ст. 1, 2 и 3 с использованием критерия Крускала—Уоллиса выявлено значимое различие размерного состава ($p < 0.001$). Использование парного критерия Манна—Уитни показало, что различия значимы при всех трех сравнениях, т.е. между всеми тремя станциями ($p < 0.002$).

Размерный состав *M. japonica* в районе полигона I заметно отличался от такового в районе полигона II (рис. 4): средняя длина раковины составляла соответственно 83.1 ± 11.0 и 95.5 ± 8.8 мм, размерный диапазон — 24.4–115.0 и 56.5–112.0 мм. Наблюдаемые различия статистически значимы (критерий Манна—Уитни; $p < 0.05$).

Возрастной состав поселений

Возраст моллюсков, собранных в заливе, составлял от 1 до 22 лет. В районе ст. 1 поселение было представлено особями *M. japonica* в возрасте от трех до 11 лет (средняя 6 ± 2 года) (рис. 3). Более широкий возрастной диапазон моллюсков характерен для ст. 2, где зарегистрированы 1–21-летние особи (средняя 8 ± 3 года). Доля молодых одно- четырехлетних моллюсков составляла около 13%, животных старше 15 лет — 2%. На ст. 3 поселение было представлено 1–18-летними особями (средняя 7 ± 4 года). Возраст *M. japonica* со ст. 4 равнялся 8, 9, 11 и 16 годам, со ст. 6 — 5 и 12 годам. Возраст моллюсков из поселения на ст. 7 составлял от четырех до 18 лет (средняя 10 ± 3 года), на ст. 8 — 3, 14 и 22 года.

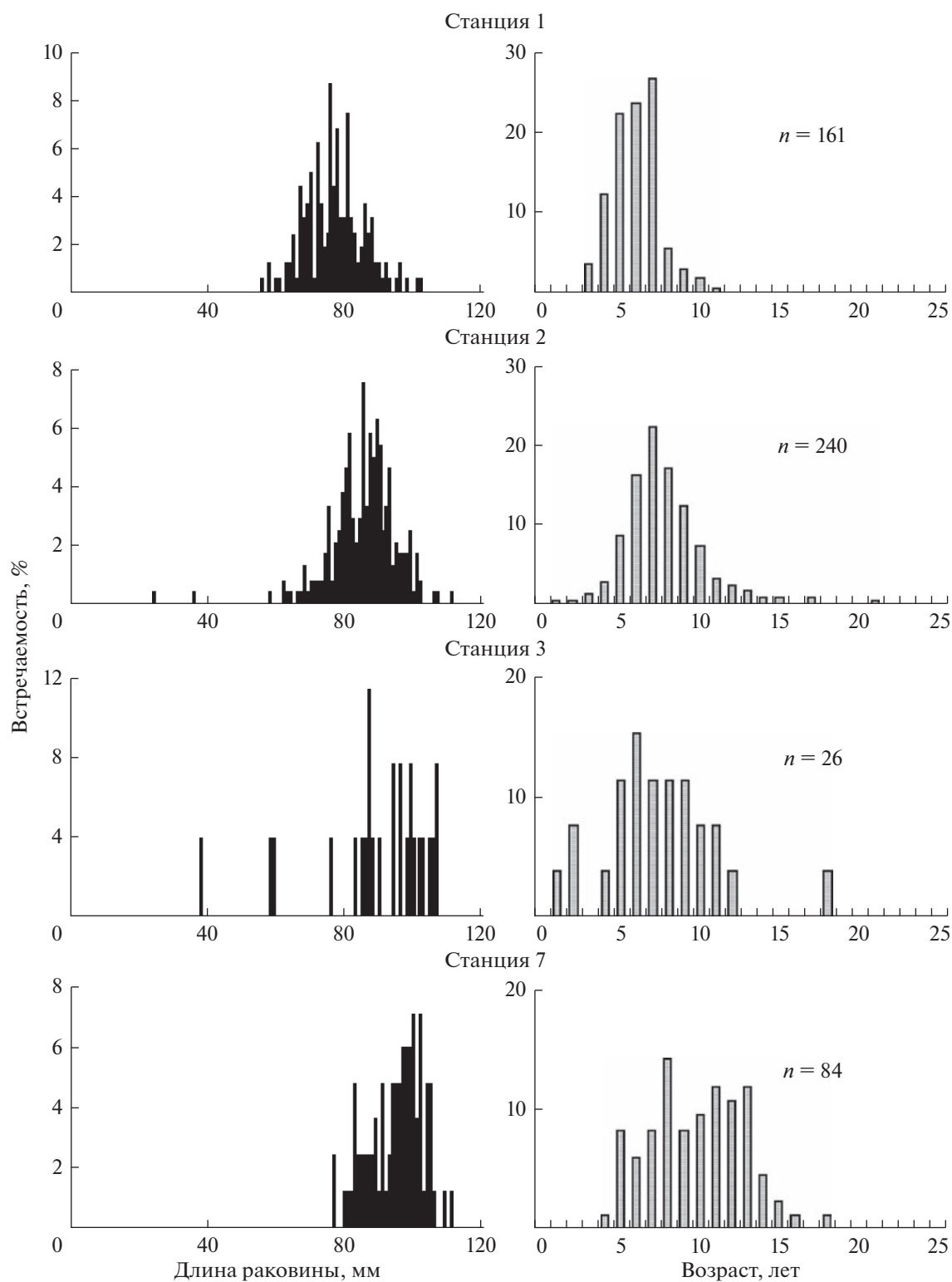


Рис. 3. Размерный (слева) и возрастной (справа) состав скоплений *Mya japonica* в зал. Восток Японского моря на разных станциях. Здесь и на рис. 4: n — объем выборки, экз.

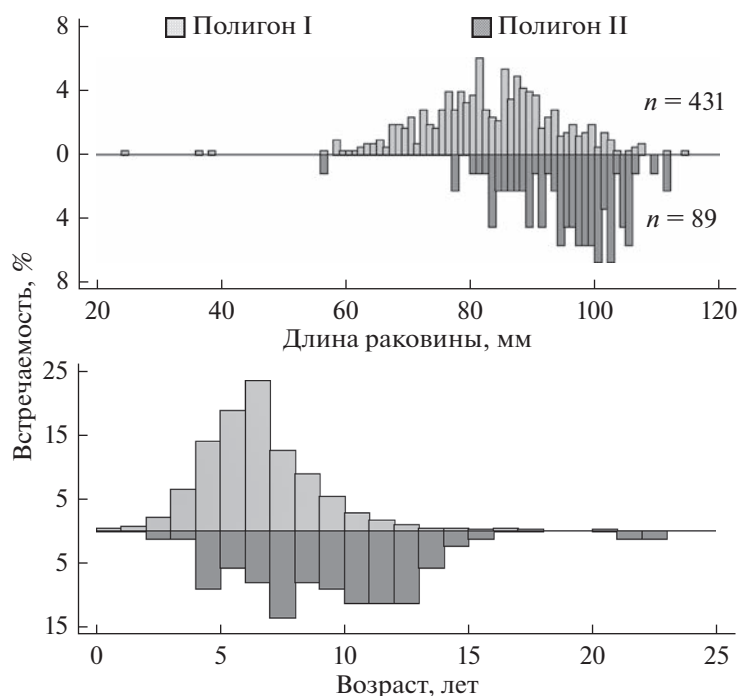


Рис. 4. Размерный и возрастной состав поселений *Mya japonica* в районе полигона I и полигона II в зал. Восток Японского моря.

Множественное сравнение выборок моллюсков со ст. 1, 2 и 3 с использованием критерия Крускала—Уоллиса свидетельствовало о значимом различии возрастного состава поселений ($p < 0.001$). Использование парного критерия Манна—Уитни показало, что значимое различие наблюдалось только между ст. 2 и 3 ($P = 0.527$).

Возрастной состав *M. japonica* в районе полигона I заметно отличается от такового в районе полигона II (рис. 4): средний возраст моллюсков составлял соответственно 7 ± 3 и 10 ± 4 лет, возрастной диапазон — 1–21 и 3–23 лет. Наблюдаемые различия статистически значимы (критерий Манна—Уитни; $p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Жизнедеятельность морских донных организмов зависит от комплекса факторов среды обитания (температуры, солености, физико-химических свойств грунта, гидродинамической активности и др.), пределы толерантности к которым у каждого вида специфичны в соответствии с набором морфологических, физиологических, поведенческих и иных адаптаций, выработанных в процессе эволюции. Результаты проведенного исследования и неопубликованные данные автора, полученные ранее при изучении особенностей распределения донных беспозвоночных в зал. Восток, свидетельствуют, что *M. japonica* обитает почти по всему заливу в широком диапазоне глубин и грунтов

при значительных колебаниях температуры и солености воды. Моллюсков, зарывшихся в грунт порой на 35 см, отмечали как у границы литорали с сублиторалью, так и на глубине более 20 м. Это существенно расширило представления о диапазоне адаптаций и распространении мии японской, которую ранее при планомерном обследовании дна находили только на небольшой глубине в районе полигона II и у восточного побережья или не находили вовсе (Евсеев, 1976; Тарасов, 1978).

Данные по обилию, размерному и возрастному составу локальных поселений свидетельствуют, что относительно благоприятными для *M. japonica* являлись защищенные от прямого воздействия морских волн мелководные прибрежные участки залива (полигон I). Они характеризовались хорошим летним прогревом воды до $20\text{--}25^\circ\text{C}$ и небольшим опреснением во время ежегодного муссона (Степанов, 1976). Кратковременное значительное снижение солености во время прохождения сильных тайфунов (Брыков, Селин, 1990) многие моллюски переживают довольно успешно, демонстрируя устойчивость к опреснению, свойственную и для других представителей рода *Mya*, обитающих, как известно, не только в полносоленых морских водоемах, но и в морях с пониженным содержанием солей, а также в эстуариях. В смешанном гравийно-галечном с песком грунте, характерном для таких мест, *M. japonica* достигала плотности поселения до 27 экз./м^2 , что в семь раз превышало оценки, известные для этого вида

из зал. Петра Великого (Атлас двустворчатых ..., 2000).

Даже в пределах небольшого участка моллюски находились в весьма контрастных условиях. У кромки воды на ст. 1 слой грунта, пригодный для обитания *M. japonica*, довольно маломощный — поэтому моллюски закапывались сравнительно неглубоко, упираясь в подстилающий скальник. В этих условиях они неизбежно испытывали отрицательное воздействие отраженных волн, приходящих иногда от противоположного берега во время сильного тайфуна в августе—сентябре. Не исключено, что перемещение глыб льда вдоль берега в сторону открытой части залива во время весеннего таяния также отрицательно сказывается на выживаемости особей этого поселения. Вероятно потому население характеризовалось более молодым составом, чем на ст. 2, нерегулярным пополнением молодью и сравнительно невысокой локальной продолжительностью жизни моллюсков (11 лет), которая для обитателей Японского моря составляет 42 года (Золотарев, 1980). В районе ст. 2 условия среды более стабильные. Значительна здесь и толщина осадка, что позволяет моллюскам закапываться в грунт относительно глубоко. Все это обеспечивает формирование многовозрастного поселения, для которого характерно хоть и скудное, но более регулярное, чем у кромки воды, пополнение молодью и в два раза более высокая продолжительность жизни.

С увеличением глубины численность *M. japonica* быстро сокращалась, что в этой части залива в значительной мере совпадало с увеличением заиления грунта. Изредка моллюски этого вида встречались даже в сильно заиленном песке, но не были отмечены в илистом грунте, хотя в компилятивной сводке указывалось и такое (Атлас двустворчатых ..., 2000). Результаты исследования свидетельствуют, что эти условия более благоприятны для других видов двустворчатых моллюсков, в частности для *M. truncata* и *P. japonica*, обладающих относительно “раздутой” раковиной, мощным длинным сифоном и другими чертами, обеспечивающими стабильное положение животного в рыхлом осадке и его успешное питание.

На полигоне II не наблюдалось столь значительного, как на полигоне I, заиления грунта по мере возрастания глубины. Это обусловлено более активной гидродинамикой, которая по мере продвижения от кутовой части залива к открытому морю возрастала и оказывала все более существенное воздействие на распределение донных организмов. Характерной чертой такого воздействия, как известно (см. Скарлато и др., 1967), является смена видового состава населения прибрежных мелководий и смещение верхней границы распространения многих организмов на глубину. Этим в значительной мере объясняется, что в

районе ст. 6 на участке песчаного дна, примыкающем к скально-валунному берегу, в зоне повышенной турбулентности мии встречаются крайне редко. Лишь на значительном удалении от берега при увеличении глубины до 4–5 м и ослаблении волнового наката они образуют плотное скопление, которое известно с 1971–1974 гг. (Евсеев, 1976) и характеризуется, как и на ст.1 в районе полигона I, нерегулярным пополнением молодью. Необходимо добавить, что в заливе в районе открытых песчаных пляжей из-за пагубного волнового воздействия мия японская отсутствовала и на значительно большей глубине.

О многофакторной природе формирования и функционирования поселений *M. japonica* свидетельствовал и анализ распределения моллюсков на приглубых участках залива. У основания открытых скальных мысов в песке и ракушнике разной степени сохранности на глубине более 8–15 м встречалась только немногочисленная молодь, возраст которой не превышал одного года. Единичные (обычно 1–2 экз. на 30 м²) взрослые особи были отмечены на некотором удалении от берега на большей глубине в заиленном песке, где волновое воздействие было слабым или отсутствовало. Здесь скопления не регистрировали, что связано, скорее всего, с температурными условиями, неблагоприятными для этих моллюсков. Многолетние наблюдения автора и литературные данные (Степанов, 1976) свидетельствуют, что в июне—августе во время значительного прогрева воды в заливе наблюдалась отчетливо выраженная прямая температурная стратификация с двумя термоклинами, залегающими на глубине около 2–4 и 10–15 м. В зависимости от района залива в первом случае перепад температуры составлял 2–5°C, во втором — 5–7°C. Обычно на изобате 20 м в августе температура не превышает 12–13°C. Кроме того, в это время года иногда наблюдается подход охлажденных глубинных вод из открытой части моря, в результате чего на глубине температура падает до 3°C на 2–5 сут. Столь низкая температура, по-видимому, является особенно губительной для молоди и личинок *M. japonica*, поступающих на дно в массовых количествах в конце июля—августе (Куликова, Колотухина, 1990).

Современная картина пространственного распределения и характерные черты структуры локальных поселений *M. japonica* в зал. Восток, конечно же, определяются не только рассмотренными факторами. По-видимому, значительную роль играют и биотические взаимодействия, в частности хищничество, в результате которого часто гибнет большое количество двустворчатых моллюсков. Особенно высокая смертность наблюдается в молодом возрасте, когда моллюски закапываются в грунт еще сравнительно неглубоко, имеют тонкую хрупкую раковину и потому наи-

более уязвимы. Чаще всего хищниками выступают десятиногие ракообразные, морские звезды, брюхоногие моллюски и рыбы (бычки, камбалы и др.) (Kelso, 1979; Commiato, 1982; Möller, Rosenberg, 1983; Möller et al., 1985; Beal, Otto, 2019; Young, 2022), т.е. гидробионты, обитающие в районе исследования. Не исключено, что относительно низкая численность молодежи мии японской в возрасте одного года в поселениях залива, а в некоторых случаях и отсутствие пополнения в течение ряда лет, в какой-то мере связаны с внутривидовой топической конкуренцией между взрослыми особями и спатом. Наличие такого взаимодействия у двустворчатых моллюсков ранее как неоднократно постулировалось, так и ставилось под сомнение (Möller, Rosenberg, 1983; Максимович, 1989; Günter, 1991, 1992; Strasser et al., 1999; Maximovich, Guerassimova, 2003; Буяновский, 2004 и др.).

Таким образом, наиболее плотными поселения *M. japonica* были в защищенных от волн частях залива и бухтах. С увеличением глубины, как и с продвижением от кутовой части залива к открытому морю, численность мии японской снижалась, в размерной и возрастной структуре возрастала дискретность, отражающая нерегулярность пополнения населения молодью и/или высокую смертность моллюсков в условиях все возрастающей напряженности их взаимодействия со средой. В соответствии с этим роль *M. japonica* в донных сообществах зал. Восток, как, очевидно, и в других частях ареала, снижалась. Например, в районе полигона I на ст. 1 *M. japonica* была основной не только инфауны, но и макробентоса в целом: биомасса эпибентоса составляла в среднем лишь 5.7 г/м² (Селин, 2022), суммарная биомасса бентоса была 1104.31 г/м², а доля мии японской — 96.4%. Чуть глубже на ст. 2 биомасса *M. japonica* была еще выше, но здесь в инфауне присутствовали и другие относительно крупные гидробионты и эпифауна была обильнее, чем у уреза воды за счет появления крупных митилид (в среднем около 410 г/м²). Поэтому доля исследуемого моллюска составляла лишь 64.3% от суммарной биомассы макрозообентоса. Глубже 3 м в эпифауне массовое развитие получили модиолусы и мидии Грея, формировавшие многочисленные агрегации большого размера (Селин, 2011, 2018, 2022); численность *M. japonica* заметно снижалась, доля в сообществе организмов, населяющих заиленные пески, постепенно переходящие в ил, уменьшалась с 8.3% до нуля, а в среднем по местообитанию составляла около 56%. Глубже 8–10 м в условиях относительно низкого содержания в грунте ила, как на станции 8 и в районе большинства других обследованных ранее участков залива, мия японская встречалась редко, занимая скромное место в донном населении, не более 2–3%. Все это следует учитывать при планировании меро-

приятий по промыслу этих моллюсков и для сохранения природного биоразнообразия.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование было выполнено при финансовой поддержке Научной и технической программы в области экологического развития Российской Федерации и климатических изменений на 2021–2030 годы (проект № 123080800009-5).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность анонимным коллегам за критические замечания по улучшению рукописи и сотрудникам Водолазной группы ННЦМБ ДВО РАН за помощь в проведении подводных работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас двустворчатых моллюсков дальневосточных морей России. Составитель С.В. Явнов. Владивосток: Дюма. 2000. 168 с.
- Брыков В.А., Селин Н.И. Воздействие опреснения морской воды на популяцию приморского гребешка // Биол. моря 1990. № 4. С. 70–72.
- Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: Изд. ВНИРО. 2004. 306 с.
- Дзюба С.М., Масленникова Л.А. Репродуктивный цикл двустворчатого моллюска *Mya arenaria* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1987. № 2. С. 38–41.
- Евсеев Г.А. Происхождение залива Восток Японского моря и история его фауны двустворчатых моллюсков // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 23–62.
- Золотарев В.Н. Строение раковин двустворчатых моллюсков залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 99–121.
- Золотарев В.Н. Продолжительность жизни двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей // Биол. моря. 1980. № 6. С. 3–12.
- Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 1989. 112 с.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К. Личинки ряда промысловых видов двустворчатых моллюсков в зали-

- ве Восток (Японское море) и лагуне Буссе (Охотское море) // V Всесоюз. конф. по пром. беспозв. Минск (Нарочь), 9–13 октября 1990. Тез. докл. М.: ВНИРО. 1990. С. 119–121.
- Лукин В.И., Фадеев В.И. Особенности планирования гидробиологических работ на акваториях большой протяженности // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. С. 13–20.
- Максимович Н.В. Динамика продукционных свойств литорального поселения *Mya arenaria* L. (губа Чупа, Белое море) // Вестник ЛГУ. 1989. Сер. 3. Вып. 1. С. 19–24.
- Масленникова Л.А. Сезонные изменения семенников *Mya japonica* в заливе Петра Великого (Японское море) // Биол. ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 101–102.
- Парсонс Т.П., Такахаси М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищевая промышленность. 1982. 432 с.
- Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна. Приложение к Приказу Минсельхоза России от 6 мая 2022 г. № 285. М. <https://sudact.ru/law/prikaz-minselkhoza-rossii-ot-06052022-n-285/prilozhenie/>.
- Селин Н.И. Использование фотометода в исследованиях состава и обилия гидробионтов, обитающих на мягких грунтах // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 3. С. 222–228.
- Селин Н.И. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 5. С. 307–316.
- Селин Н.И. Пространственное распределение и состав поселений двустворчатого моллюска *Tetrarca boucardi* (Jousseaume, 1894) (Arcidae) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 2. С. 90–100.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море) // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 5(13). С. 5–61.
- Степанов В.В. Характеристика температуры и солености вод залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 12–22.
- Тарасов В.Г. Распределение и трофическое районирование сообществ мягких грунтов залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1978. № 6. С. 16–22.
- Baker P.K., Mann R.L. Soft Shell Clam *Mya arenaria* // VIMS Books and Book Chapters. 1991. № 19. 18 p. <https://scholarworks.wm.edu/vimsbooks/19>
- Beal B.F., Otto W. How acidic sediments and seawater affect interactive effects of predation on survival, growth, and recruitment of wild and cultured soft-shell clams, *Mya arenaria* L., along a tidal gradient at two intertidal sites in eastern Maine // Final rep. SEANET Sustainable Ecol. Aquacult. Network. Univ. of Maine, Machias. 2019. 17 p. + 11 tables; 14 Figs; 6 photos.
- Brousseau D.J. Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the Von Bertalanffy equation // Mar. Biol. 1979. V. 51. P. 221–227. Marine Biology 51, 2
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R. Bivalve seashells of western North America: Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to Baja California. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History. 2000. 766 p.
- Coan E.V., Valentich-Scott P. Bivalve seashells of tropical West America: Marine bivalve mollusks from Baja California to Perú. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History. 2012. Part 2. P. 599–1258.
- Committ J.A. Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA // Mar. Biol. 1982. V. 69. P. 187–193.
- Dann A.L., Ellard K., Simon J. et al. Genetic confirmation of *Mya japonica* Jay, 1857 (Bivalvia: Myidae) in Tasmania, Australia: first record of any species of *Mya* in the southern hemisphere // BioInvasions Rec. 2020. V. 9. № 1. P. 102–108.
- Dworschak P.C., Felder D.L., Tudge C.C. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassiniidea) // Treatise Zool. — Anat. Tayon. Biol. The Crustacea. Leiden; Boston: Brill. 2012. V. 9. Part B. P. 109–219.
- Feder H.M., Paul A.J. Age, growth and size-weight relationships of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, in Prince William Sound, Alaska // Proc. Natl. Shellfish Assoc. 1974. V. 64. P. 45–52.
- Günther C.-P. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1991. V. 76. P. 73–79.
- Günther C.P. Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1992. V. 159. P. 203–215.
- Hanks R.W. The soft-shell clam. U.S. Fish Wildl. Serv. 1963. Circ. 162. 16 p.
- Hansen K., King G.M., Kristensen E. Impact of the soft-shell clam *Mya arenaria* on sulfate reduction in an intertidal sediment // Aquat. Microb. Ecol. 1996. V. 10. P. 181–194.
- Higo S., Callomon P., Goto Y. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan. Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora, Scaphopoda. Elle Sci. Publ. 1999. 748 p.
- Kelso W.E. Predation of the soft-shell clams, *Mya arenaria*, by the common mummichog, *Fundulus heteroclitus* // Estuaries. 1979. V. 2. № 4. P. 249–254.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. Catalogue of the living Bivalvia of the continental coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 2012. 247 p.
- MacDonald B.A., Thomas M.L.H. Age determination of the soft-shell clam *Mya arenaria* using shell internal growth lines // Mar. Biol. 1980. V. 58. P. 105–109.
- MacDonald B.A., Thomas M.L.H. Growth reduction in the soft-shell clam *Mya arenaria* from a heavily oiled lagoon in Chedabucto Bay, Nova Scotia // Mar. Environ. Res. 1982. V. 6. P. 145–156.
- Maximovich N.V., Guerassimova A.V. Life history characteristics of the clam *Mya arenaria* in the White Sea // Helgol. Mar. Res. 2003. V. 57. P. 91–99.

- Möller P., Rosenberg R. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden // *Ophelia*. 1983. V. 22. P. 33–35.
- Möller P., Pihl L., Rosenberg R. Benthic faunal energy flow and biological interaction in some shallow marine soft bottom habitats // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1985. V. 27. P. 109–121.
- Newcombe C.L. Validity of concentric rings of *Mya arenaria*, L. for determining age // *Nature*. 1936. V. 137. P. 191–192.
- Okutani T. Marine mollusks in Japan. Tokyo: Tokai Univ. Press. 2000. 1174 p.
- Strasser M., Walensky M., Reise K. Juvenile-adult distribution of the bivalve *Mya arenaria* in the Wadden Sea: why are there so few year classes? // *Helgol. Mar. Res.* 1999. V. 53. P. 45–55.
- Young A.M. Effect of predator exclusion on softshell clam (*Mya arenaria* L.) recruitment // *J. Shellfish Res.* 2022. V. 41. № 1. P. 119–124.
- Zhang J., Yurchenko O.V., Lutaenko K.A. et al. A tale of two soft-shell clams: an integrative taxonomic analysis confirms *Mya japonica* as a valid species distinct from *Mya arenaria* (Bivalvia: Myidae) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2018. V. 184. P. 605–622.

Spatial Distribution, Size and Age Composition of Population of *Mya japonica* Jay, 1857 (Bivalvia: Myidae) in Peter the Great Bay, Sea of Japan

N. I. Selin

Zhirmunsky National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

In July–August 2022, the spatial distribution and the composition of local aggregations of the bivalve mollusc *Mya japonica* Jay, 1857 in the Vostok Bay (Peter the Great Bay of the Sea of Japan) were studied. *M. japonica* occurred almost throughout the entire bay in a wide range of depths from 0 to 22 m at water temperatures from –1.9 to 25°C and salinity from 0 to 34‰. *M. japonica* was the most abundant in the shallow areas of the bays, closed from the direct wave impact, where, at a depth of up to 4–5 m, the density of the mollusc reached 27 ind./m², and the biomass was almost 4 kg/m², which averaged 56% of the total macrozoobenthos biomass. With increasing depth and moving from the dead-end of the bay to the open sea, the abundance of *M. japonica* decreased by one or two orders of magnitude. Local settlements differed significantly in size and age composition, size-frequency distribution of molluscs, indicating the nature of the replenishment of the benthic population with juveniles, as well as the proportion of commercial size individuals, which ranged from 37 to 98%. The reasons for the revealed features of the distribution and structure of the population of *M. japonica* are discussed.

Keywords: bivalve mollusc *Mya japonica*, spatial distribution, composition of local settlements, habitat conditions, associated fauna, Peter the Great Bay, Sea of Japan

УДК 574.583(268.42)

ПРОКАРИОТНЫЙ ПЛАНКТОН И ВИРУСЫ В ВОДАХ ПРОЛИВА ФРАМА В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

© 2023 г. М. П. Венгер¹, * (ORCID: 0000-0002-4433-8965), В. Г. Дворецкий¹ (ORCID: 0000-0002-1654-8594),
А. В. Ващенко¹ (ORCID: 0000-0003-0381-6147), Т. Г. Ишкулова¹ (ORCID: 0000-0002-6777-6693),
Т. М. Максимовская¹ (ORCID: 0000-0001-9136-6670), В. В. Водопьянова¹ (ORCID: 0000-0003-1639-6452)

¹Мурманский морской биологический институт (ММБИ) РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: venger@mmbi.info

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Получены новые сведения о распределении прокариотного планктона и пелагических вирусов в прол. Фрама (Гренландское море) во время полярной ночи (конец ноября). В исследованном районе присутствовали 3 основных типа водных масс: поверхностные полярные, атлантические и трансформированные атлантические. Содержание минеральных биогенных элементов увеличивалось с глубиной. Концентрация хлорофилла *a* имела низкие значения (0.07–0.13 мг/м³). Численность и биомасса прокариот колебались от 286 тыс. до 675 тыс. кл/мл и от 2.7 до 11.7 мг С/м³ соответственно. В составе прокариотного планктона доминировали одиночные мелкие клетки (более 97% численности и более 68% биомассы). Средний объем клеток составлял 0.034–0.096 мкм³. Количество вирусов варьировало от 724 тыс. до 3920 тыс. частиц/мл, биомасса — от 0.040 до 0.216 мкг С/м³. На фоне локальных максимумов численности прокариотного планктона в слое 0–25 м наибольшие величины концентрации вирусов отмечены в поверхностном слое. В широтном распределении (с юга на север) выявлено повышение количества вирусов и прокариот. Установлена тесная связь их численности и биомассы с гидрологическими параметрами и содержанием фосфатов, роль тех или иных водных масс в вертикальном распределении микробов была несущественной. Относительно высокое обилие вирусов и прокариот свидетельствовало об их значительной активности в период полярной ночи.

Ключевые слова: гетеротрофный прокариотный планктон, вириопланктон, водные массы, влияние среды, обобщенные линейные модели, Арктика

DOI: 10.31857/S0134347523060104, EDN: IDCWOA

Гетеротрофный прокариотный планктон (бактерии и археи), составляющий значительную часть общей биомассы планктона, осуществляет минерализацию органического вещества в экосистемах пелагиали (метаболиты фито- и зоопланктона, взвесь, отмершие организмы и прочее) (Fenchel, 1988). Играя ключевую роль в трансформации растворимой части органического вещества, прокариоты участвуют в передаче энергии на вышестоящие трофические уровни (Azam et al., 1983). Вирусы — это наиболее динамический и многочисленный компонент пелагических сообществ, количество которого в поверхностных слоях может достигать десятков миллиардов частиц на 1 л морской воды (Fuhrman, 1999). Вирусы контролируют численность популяций других микроорганизмов — от бактерий до фитопланктона, тем самым оказывая существенное влияние на продуктивность водных экосистем (Wommack, Colwell, 2000; Suttle, 2007).

В последние десятилетия в Арктике отмечены значительные климатические сдвиги — сокращение ледового покрова, повышение средней температуры воды, изменение структуры и продуктивности биотических сообществ, а также ареалов многих массовых видов рыб, бентоса и планктона (Dvoretsky, Dvoretsky 2013; ICES, 2022; Dvoretsky et al., 2023). Северный Ледовитый океан (СЛО) и прилегающие краевые моря сильно подвержены влиянию теплых вод, поступающих из Северной Атлантики (Ecosystem ..., 2009; ICES, 2022). Главными путями проникновения атлантических вод в СЛО являются две транзитные зоны — Баренцево море и прол. Фрама (Гренландское море) (Arctic ..., 1995; Hop et al., 2006; Ecosystem ..., 2009).

Планктонные сообщества указанных акваторий служат объектом исследований на протяжении более 100 лет (Жизнь ..., 1985; Планктон ..., 1997; Hop et al., 2006; Ecosystem ..., 2009). К насто-

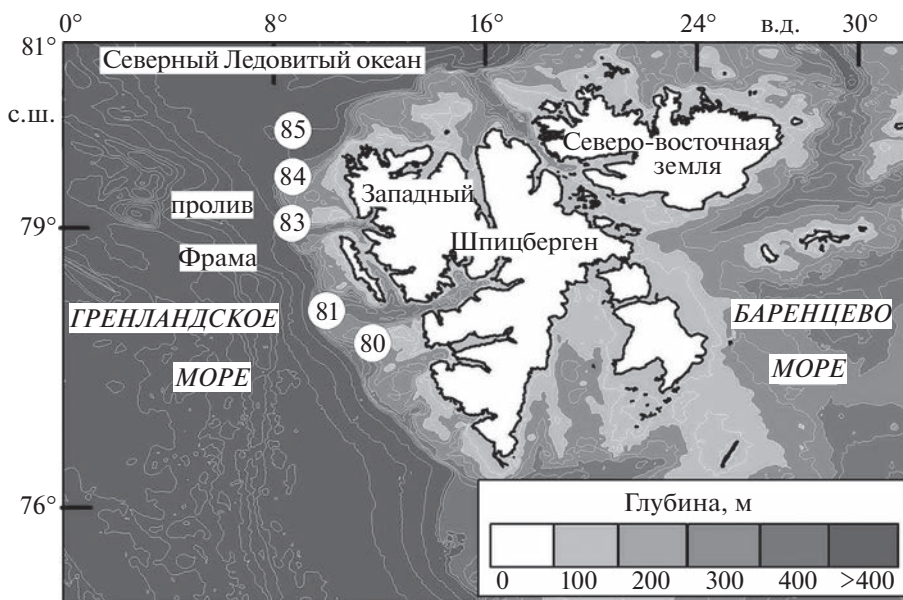


Рис. 1. Расположение станций отбора проб в прол. Фрама (зима 2019 г.).

ящему времени накоплен значительный массив данных, касающихся структуры и функционирования основных планктонных групп. Однако многие аспекты остаются малоизученными. В частности, очень мало данных по распределению микробного планктона в зимний период (Berge et al., 2015). Это связано с неблагоприятными условиями проведения экспедиций и сложностью отбора проб (полярная ночь, штормы и наличие льда). Зимний период, который в высокоширотных районах длится с ноября по март, характеризуется пониженными температурами, малым количеством солнечной радиации, поступающей на поверхность водной толщи, и резким снижением биологической активности (Жизнь ..., 1985; Berge et al., 2015). Ряд исследований показал, что морские микробные сообщества тесно связаны с распределением водных масс (Kirchman, 2008), тогда как другие работы такой зависимости не выявили (Dvoretzky et al., 2022). Показано также, что в зависимости от сезона абиотические и биотические факторы по-разному влияют на обилие микроорганизмов и вирусов, населяющих морские воды (Kirchman, 2008). Пролив Фрама — это акватория со сложной структурой течений и водных масс, определяемой влиянием теплых атлантических вод (восточная часть) и холодных потоков (западная часть) (Arctic ..., 1995; Nor et al., 2006). Цели работы — исследовать количественное распределение гетеротрофных прокариот и пелагических вирусов в прол. Фрама в зимний период; выяснить, влияют ли водные массы на численность и биомассу указанных групп микробов; а также выявить внешние факторы, оказы-

вающие наибольшее влияние на пространственные вариации микробных показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы были отобраны с борта НИС “Дальние Зеленцы” 20–21 ноября 2019 г. на пяти станциях (рис. 1, табл. 1). Температуру воды и электропроводность регистрировали зондом SEACAT SBE 19 plusV2. Воду для анализа отбирали при помощи комплекса Rosette с 5-литровыми батометрами Нискина на 5–9 горизонтах (0, 10, 25, 50 и 100 м, а также 200, 300, 400 м и придонный) в зависимости от глубины в районе станции.

Водные массы разделяли по гидрологическим критериям (Arctic ..., 1995; Nor et al., 2006): ППВ — поверхностные полярные (температура/соленость $< 0^\circ\text{C}/< 34.7$ psu или $> 0^\circ\text{C}/< 34.4$ psu), АВ — атлантические ($> 2^\circ\text{C}/< 34.9$ psu) и АВТ — атлантические трансформированные, к которым отнесены АВ свежие ($> 1^\circ\text{C}/34.4–34.9$ psu), АВ холодные ($0–2^\circ\text{C}/> 34.9$ psu) и АВ измененные ($0–1^\circ\text{C}/34.4–34.9$ psu).

Определение концентрации растворенного кислорода, насыщенности вод кислородом и содержания фосфатов, силикатов, нитритов и нитратов проводили стандартными методами (Strickland, Parsons, 1972). Концентрацию хлорофилла *a* ($\text{мг}/\text{м}^3$) рассчитывали по стандартной процедуре (ГОСТ..., 2001). Пробы воды фиксировали 40% безбактериальным раствором формальдегида (конечная концентрация в пробе 2%). Численность прокариот определяли методом прямого счета на ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм

Таблица 1. Список станций и объем выполненных работ в прол. Фрама

Станция	Координаты		Дата	Глубина, м	Число проб	
	с.ш.	в.д.			микроорганизмы	гидрохимические показатели и хлорофилл <i>a</i>
80	77°46′	11°43′	20.11.2019	122	9	14
81	78°07′	09°59′	20.11.2019	210	10	16
83	79°03′	08°41′	20.11.2019	570	11	18
84	79°33′	08°42′	21.11.2019	318	11	19
85	80°03′	08°42′	21.11.2019	495	13	23

после окрашивания флуорохромом DAPI (Porter, Feig, 1980). Готовые препараты просматривали при увеличении $\times 1000$ под микроскопом Olympus BX 53 с системой анализа изображения CellSens-Standard (Япония). В пробе просчитывали более 400 клеток. Биомассу прокариот в углероде рассчитывали по уравнению $C = 120 \times V^{0.72}$, где C — содержание углерода, фг/кл, V — средний объем клетки, мкм³ (Norland, 1993). По размерно-морфологическому составу выделяли одиночные клетки (диаметр и длина менее 2 мкм), среди которых отдельно учитывали ультрамикроорганизмы (объем клетки менее 0.04 мкм³, диаметр 0.2–0.4 мкм, длина до 1 мкм); крупные палочковидные клетки длиной более 2 мкм; нитевидные клетки, у которых соотношение длины к ширине больше 10; а также агрегированные клетки на частицах детрита. Вирусные частицы учитывали на фильтрах Anodisc (диаметр пор 0.02 мкм) после окрашивания SYBR Green I (Noble, Fuhrman, 1997) при увеличении $\times 1000$ под микроскопом Olympus BX 53. Биомассу рассчитывали, полагая, что масса одной вирусной частицы составляет 0.055 фгC (Steward et al., 2007).

Статистическую обработку данных проводили при помощи программы PAST 3.22. Средние величины рассчитывали со стандартной ошибкой. Для выявления различий между водными массами, а также горизонтами отбора проб использовали однофакторный дисперсионный анализ или тест Краскела–Уоллиса. Множественные сравнения проводили при помощи апостериорных тестов Данна или Тьюки–Крамера (Analysing ..., 2007). Сравнение характеристик водных масс по всей совокупности микробиологических или гидрологических показателей проводили при помощи многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA) (Legendre, Legendre, 1998). Для оценки возможных связей между микробиологическими показателями и внешними факторами использовали обобщенные линейные модели (Statistica

10.0). Поскольку в большинстве случаев данные не были распределены нормально, до анализа их трансформировали, используя десятичный логарифм (Analysing ..., 2007). Характер связи оценивали по коэффициенту линейной модели, значимость связей — по статистике Вальда (Legendre, Legendre, 1998). Аналогичным образом исследовали связи между микробиологическими показателями. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемом районе присутствовали 3 основных типа водных масс — ППВ, АВ и АВТ (свежие, холодные и измененные АВ) (рис. 2а, табл. 2). Отличающиеся пониженными значениями температуры и солености ППВ зарегистрированы в верхнем 25-метровом слое на ст. 80 и 85 (рис. 2); характеризующиеся более высокими значениями температуры и солености АВ отмечены на ст. 83–85 глубже 100 м, на ст. 81 они занимали всю водную толщу (табл. 2). АВТ отличались от АВ более низкой температурой и представлены на ст. 83 и 84 в верхнем 100-метровом слое, а на ст. 80 — в придонном. Между поверхностным и придонным слоями отмечены статистически значимые отличия по температуре и солености ($p < 0.05$) (табл. 2). Содержание кислорода и насыщение вод кислородом снижались от поверхностного слоя к придонному, при этом ППВ характеризовались повышенной концентрацией кислорода (табл. 2).

Содержание биогенных элементов, за исключением нитритов, было значимо выше в придонных слоях воды ($p < 0.05$), максимальные концентрации всех биогенных элементов выявлены в АВ (табл. 2). Концентрация хлорофилла *a* в верхнем 100-метровом слое была низкой и слабо изменялась по всей исследуемой акватории (табл. 2), а глубже 100 м оказалась ниже величины чувствительности метода. Мультивариантный анализ по-

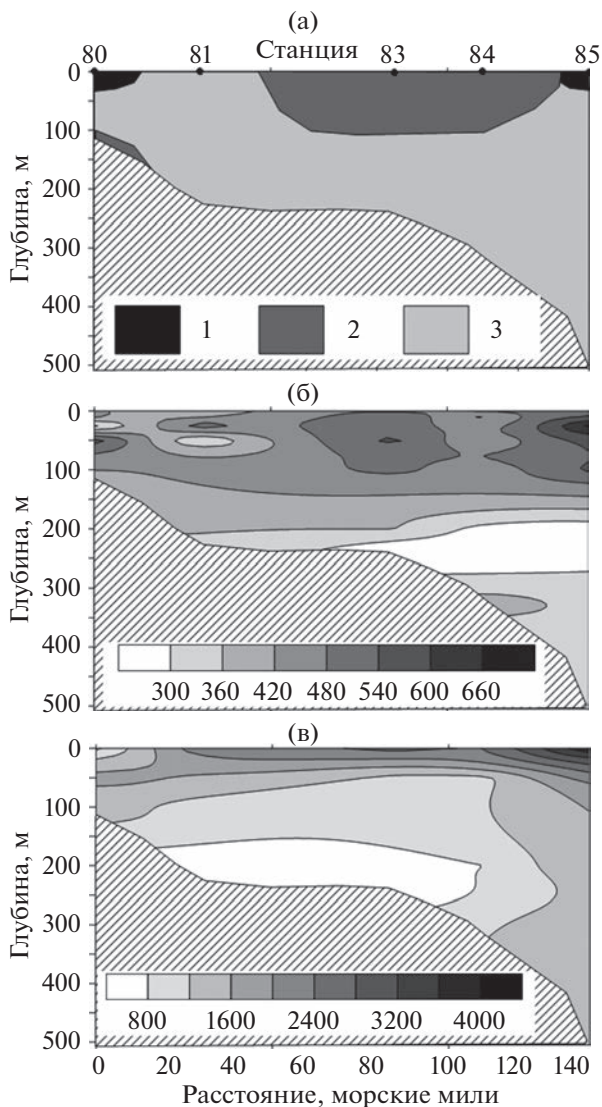


Рис. 2. Вертикальное распределение а – водных масс (1 – поверхностные полярные, 2 – атлантические трансформированные, 3 – атлантические), б – численности прокариот (тыс. кл/мл), в – численности вирусов (тыс. частиц/мл).

казал существенные отличия по гидрологическим и гидрохимическим показателям как между водными массами ($F = 15.45, p < 0.001$), так и между горизонтами отбора проб ($F = 3.51, p < 0.05$).

Численность и биомасса прокариот изменялись в узких диапазонах 252–675 тыс. кл/мл и 2.7–11.7 мгС/м³ соответственно. Максимальные величины отмечены в поверхностном 25-метровом слое, по этой причине именно ППВ характеризовались наибольшей концентрацией прокариот (рис. 2б, табл. 2), средний объем клеток которых незначительно возрастал с глубиной. Значимых отличий по этому показателю между водными массами и горизонтами отбора проб не выявлено (табл. 2). Численность и биомасса вирусов достигали наибольших значений в поверхностном слое и ППВ (рис. 2в, табл. 2). Аналогичная картина от-

мечена и для соотношения численности вирусных частиц и прокариот (табл. 2). Для обеих групп микробов отмечена тенденция повышения их среднего количества с юга на север в верхнем 50-метровом слое независимо от локализации водных масс (рис. 1, 2б, 2в). Глубже 50–100 м значимые вариации не выявлены (рис. 2б, 2в).

Гетеротрофные прокариоты представлены в основном одиночными мелкими клетками и ультрамикрорганizмами, доля которых в общей численности достигала 97.8–99.8%, в общей биомассе – 67.4–99.4%. Доля ультрамикрорганizмов среди одиночных мелких клеток составляла 33.3–76.4%. Отмечен низкий вклад в общую численность и биомассу крупных палочковидных клеток и клеток, агрегированных на детрите (0–9.2% и 0–0.6% соответственно). По микробиоло-

Таблица 2. Гидрологические, гидрохимические и микробиологические показатели в разных водных массах прол. Фрама

Показатель	a	b	c
	ППВ	AB	ABT
Температура, °C	$\frac{-0.5-1.2}{0.1 \pm 0.3^{bc}}$	$\frac{4.0-4.4}{4.3 \pm 0.2^{ac}}$	$\frac{0.3-4.4}{3.3 \pm 0.3^{ab}}$
Соленость, psu	$\frac{33.92-34.43}{34.10 \pm 0.09^{bc}}$	$\frac{34.90-35.02}{34.95 \pm 0.01^{ac}}$	$\frac{34.35-34.92}{34.68 \pm 0.05^{ab}}$
Хлорофилл <i>a</i> , мг/м ³	$\frac{0.08-0.12}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.09-0.13}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.08-0.13}{0.10 \pm 0.01}$
Растворенный кислород, мл/л	$\frac{7.5-7.9}{7.8 \pm 0.1^{bc}}$	$\frac{6.8-7.0}{6.9 \pm 0.0^a}$	$\frac{6.8-7.5}{7.2 \pm 0.1^a}$
Насыщение кислородом, %	$\frac{93.6-97.6}{96.6 \pm 0.6}$	$\frac{94.3-97.7}{96.0 \pm 0.4^c}$	$\frac{87.4-99.8}{96.7 \pm 0.9^b}$
Концентрация фосфатов, мкМ	$\frac{0.62-0.88}{0.77 \pm 0.04^b}$	$\frac{0.77-1.21}{1.03 \pm 0.04^{ac}}$	$\frac{0.74-1.00}{0.85 \pm 0.03^b}$
Концентрация нитритов, мкМ	$\frac{0.04-0.08}{0.06 \pm 0.01}$	$\frac{0.01-0.13}{0.08 \pm 0.01}$	$\frac{0.01-0.14}{0.06 \pm 0.01}$
Концентрация нитратов, мкМ	$\frac{6.5-8.2}{7.1 \pm 0.3^{bc}}$	$\frac{9.5-13.9}{11.3 \pm 0.4^{ac}}$	$\frac{7.6-11.9}{9.4 \pm 0.4^{ab}}$
Концентрация силикатов, мкМ	$\frac{1.8-2.8}{2.5 \pm 0.1^b}$	$\frac{2.7-5.9}{4.0 \pm 0.3^{ac}}$	$\frac{2.5-4.2}{3.2 \pm 0.2^b}$
Численность прокариот, тыс. кл/мл	$\frac{286-675}{481 \pm 54^b}$	$\frac{252-550}{366 \pm 24^{ac}}$	$\frac{312-571}{466 \pm 20^b}$
Биомасса прокариот, мгС/м ³	$\frac{4.4-11.7}{7.2 \pm 1.1^b}$	$\frac{3.2-6.4}{4.9 \pm 0.2^a}$	$\frac{2.7-8.8}{5.8 \pm 0.5}$
Средний объем клетки прокариот, мкм ³	$\frac{0.038-0.070}{0.055 \pm 0.004}$	$\frac{0.034-0.096}{0.055 \pm 0.005}$	$\frac{0.034-0.080}{0.059 \pm 0.004}$
Численность вирусов, тыс. частиц/мл	$\frac{724-3920}{2322 \pm 1598^b}$	$\frac{450-2284}{1289 \pm 186^a}$	$\frac{1100-2530}{1653 \pm 224}$
Биомасса вирусов, мкгС/м ³	$\frac{0.040-0.216}{0.128 \pm 0.088^b}$	$\frac{0.025-0.126}{0.071 \pm 0.010^a}$	$\frac{0.061-0.139}{0.091 \pm 0.012}$
Соотношение численности вирусов и прокариот	$\frac{1.7-7.4}{4.6 \pm 2.9}$	$\frac{1.5-6.2}{4.1 \pm 0.7}$	$\frac{2.0-5.4}{3.7 \pm 0.5}$

Примечание. Над чертой — диапазон, под чертой — среднее со стандартной ошибкой. Условные обозначения: ППВ — поверхностные полярные воды, АВ — атлантические воды, АВТ — атлантические воды (трансформированные). Строчными латинскими буквами обозначены значимые отличия множественных апостериорных сравнений (тест Тьюки—Крамера или тест Данна, $p < 0.05$).

гическим показателям выявлены статистически значимые отличия между АВ и АВТ (PERMANOVA, $F = 4.95$, $p < 0.05$), а также между поверхностным и придонным слоями (PERMANOVA, $F = 12.42$, $p < 0.005$).

Отмечена обратная зависимость общей численности и биомассы прокариот от величины солености и концентрации кислорода; биомасса прокариот значимо повышалась с ростом содержания фосфатов (табл. 3). Средний объем клеток

Таблица 3. Характеристики значимых линейных моделей, показывающих связь микробиологических показателей и внешних факторов в прол. Фрама

Параметр	Предиктор	Коэффициент	Статистика Вальда	<i>p</i>
Численность прокариот	Соленость	−0.260	6.318	0.012
	Растворенный кислород	−0.331	6.249	0.012
	Хлорофилл <i>a</i>	−1.218	7.438	0.006
Биомасса прокариот	Соленость	−0.828	7.553	0.006
	Растворенный кислород	−0.995	7.163	0.007
	Концентрация фосфатов	0.438	4.679	0.031
	Хлорофилл <i>a</i>	−5.447	15.734	0.000
Средний объем клетки прокариот	Температура	0.236	4.336	0.037
	Глубина	0.002	3.940	0.047
Численность вирусов	Глубина	−0.001	20.440	0.000
Биомасса вирусов	Температура	−0.916	6.460	0.011
	Концентрация фосфатов	2.749	7.266	0.007
	Глубина	−0.015	9.464	0.002
	Хлорофилл <i>a</i>	−15.648	5.634	0.018
Соотношение численности вирусов и прокариот	Глубина	−0.005	14.035	0.000

имел значимую прямую связь с температурой воды и глубиной. Глубина — это единственный фактор, значимо обратно связанный с распределением численности вирусов в водной толще и с соотношением количества вирусов и прокариот. Биомасса вирусов была прямо связана с содержанием фосфатов и обратно — с температурой и глубиной (табл. 3). Численность прокариот прямо связана с количеством и биомассой вирусов (GLZ, коэффициент 0.34–0.46, статистика Вальда 12–867, $p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сведений о зимнем состоянии наиболее массовых компонентов микропланктона в морях Западной Арктики не так много (например, Жизнь ..., 1985; Широколобова и др., 2016). Информация о зимнем распределении бактериопланктона в прол. Фрама также незначительна (Wilson et al., 2017). Летом в исследуемом районе общая численность бактериопланктона варьирует в широком диапазоне, достигая максимума (10^5 – 10^6 кл/мл) в поверхностных слоях и существенно снижаясь с глубиной до 10^4 кл/мл (Fadeev et al., 2018; Müller et al., 2018; Cardozo-Mino et al., 2021). В литературе отсутствует информация о количестве пелагических вирусов в этом районе.

Наша работа дает первое представление о количественных характеристиках гетеротрофных прокариот и вирусов высокоарктических аквато-

рий во время полярной ночи. Сопоставление средней температуры воды с многолетними данными (Arctic ..., 1995; Hop et al., 2006) показало более высокие значения в 2019 г., что свидетельствовало о потеплении прол. Фрама в последние годы (Randelhoff et al., 2018). Обнаруженная тенденция характерна и для других районов, в частности, в Баренцевом море усиление притока АВ и связанное с ним увеличение теплосодержания вод отмечают с начала 2000-х гг. (ICES, 2022). Распределение пелагических вирусов и прокариот, отмеченное нами в работе, очевидно, отражает состояние микробных сообществ в теплый климатический период. В холодные годы количественные характеристики, вероятно, будут иными.

В районе исследования были выделены 3 основных типа водных масс, которые отличались не только по гидрологическим параметрам, но и по содержанию биогенных элементов. Вертикальное распределение нитратов, фосфатов, силикатов и кислорода в арктических морях имеет выраженную сезонную динамику (Жизнь ..., 1985; Гидрометеорология ..., 1992). Наименьшие концентрации характерны для наиболее продуктивного весеннего периода, когда за счет вегетации фитопланктона, содержание азота, фосфора и кремния в эвфотическом слое может снижаться до следовых значений. В осенне-зимний период происходит регенерация биогенных элементов, и к концу зимы их содержание достигает макси-

мальных годовых величин (Планктон ..., 1997; Ecosystem ..., 2009). Распределение соединений азота, фосфора и кремния в прол. Фрама характеризовалось увеличением их количества с глубиной. Скорее всего, это определялось низкой скоростью водообмена в глубинных слоях, а также слабым вертикальным перемешиванием, которое препятствовало подъему биогенных элементов в поверхностный горизонт. Количество растворенного кислорода, напротив, достигало наибольших значений на поверхности, указывая на связь газообмена с атмосферой. Роль биологических процессов, по-видимому, была несущественной, ввиду низкой концентрации хлорофилла *a* и, следовательно, фитопланктона. Примечательно, что АВ отличались наибольшей концентрацией нитратов, фосфатов и силикатов, тогда как в более холодных ППВ их количество было ниже. Подобный результат объясняется тем, что воды, поступающие из Атлантического океана, обогащены всеми биогенными элементами и считаются наиболее продуктивными среди основных типов водных масс, представленных в арктических регионах (Ecosystem ..., 2009; Randelhoff et al., 2018; ICES, 2022). В наших исследованиях концентрации всех биогенных элементов в прол. Фрама в начале зимы (ноябрь) были ниже, чем в середине зимнего периода (январь) (Randelhoff et al., 2018).

Низкое количество хлорофилла *a* характерно для зимы. Имеющиеся данные свидетельствуют, что во время полярной ночи концентрация фитопигментов редко превышает 0.15–0.25 мг/м³, обычно составляя <0.04 мг/м³ (Ecosystem ..., 2009; Berge et al., 2015; Randelhoff et al., 2018). Это связано с низким обилием фитопланктона, хотя часть микроводорослей способна существовать и во время полярной ночи, однако их продукция невелика по сравнению с остальными сезонами (Berge et al., 2015).

Обилие микроорганизмов в арктических морях демонстрирует выраженные сезонные колебания. Отличительной особенностью весенне-летнего периода является резкое увеличение численности микроорганизмов и вирусов до значений, превышающих несколько млн клеток или частиц в 1 мл (Дворецкий и др., 2012; Венгер и др., 2012, 2016; Howard-Jones et al., 2002; Sturluson et al., 2008). Осенью количество гетеротрофных прокариот в арктических морях существенно выше, чем зимой, в первую очередь это касается шельфовых акваторий, подверженных интенсивному пресноводному стоку (Steward et al., 2007; Korylov et al., 2022; von Jackowski et al., 2022). Хотя в Карском море и северной части Баренцева моря осенние показатели могут быть низкими (несколько сотен тыс. кл/мл по численности и несколько мгС/м³ по биомассе) (Копылов и др., 2015, 2017; Венгер и др., 2022; Dvoretzky et al., 2022), сопоставимыми

с величинами, отмеченными нами зимой в прол. Фрама. В других арктических районах зимние значения параметров прокариот также невелики, в среднем <500–1000 тыс. кл/мл и <10–15 мгС/м³ (Жизнь ..., 1985; Широколобова и др., 2016; Sherr et al., 2003; Payet, Suttle, 2008).

Для вируиопланктона также отмечено понижение численности и биомассы в зимний период. Известно, что в Баренцевом море, как и в зал. Франклина (Канадская Арктика) средняя численность вирусов была в 2–4 раза выше (Широколобова и др., 2016; Payet, Suttle, 2008), чем в прол. Фрама. Подобные различия могут быть связаны с гидрологическими особенностями регионов (температурный режим, влияние прибрежного стока, относительная мелководность Баренцева моря и зал. Франклина), продукционными характеристиками районов (концентрация биогенных элементов, взвешенного органического вещества и фитопланктона) и составом микробных сообществ (обилие потенциальных хозяев, выедание бактерий и ассоциированных с ними вирусных частиц) (Fuhrman, 1999; Wommack, Colwell, 2000).

Соотношение количества вирусов и прокариот в прол. Фрама зимой было невысоким по сравнению с другими сезонами, когда численность вирусов в водах Баренцева моря (северная и северо-восточная части) превышала численность прокариот в 2–30 раз (Венгер и др., 2016, 2022; Dvoretzky et al., 2022). Указанный параметр применялся для оценки влияния вирусов на своих хозяев. Считается, что чем он выше, тем интенсивнее негативное воздействие (Wommack, Colwell, 2000; Suttle, 2007). Таким образом, можно предположить, что зимой в прол. Фрама влияние вирусов на гетеротрофных прокариот существенно ниже, чем в другие периоды. Скорее всего, это косвенно связано с большей численностью пелагических вирусов весной и осенью.

Применение обобщенных линейных моделей позволило выявить основные внешние факторы, которые определяли пространственные вариации численности микробов в прол. Фрама. Прослеживалась тенденция увеличения количества прокариот по мере снижения солености и роста концентрации кислорода, что легко интерпретировать, учитывая гидрологическую структуру района исследований, а именно преобладание холодных, менее соленых и продуктивных ППВ в поверхностном слое. Отмечено также повышение биомассы прокариот с ростом концентрации фосфатов в воде. Фосфор является важнейшим питательным веществом, регулирующим рост бактериопланктона (Coveney, Wetzel, 1992; Morris, Lewis, 1992; Vrede, 1996). Поэтому зоны с повышенным содержанием минеральной формы фосфора можно считать благоприятными для развития микробных популяций. Отмеченное нами увеличение

размеров клеток прокариот с глубиной и повышением температуры воды можно объяснить наличием разных микробных сообществ, населяющих поверхностные и глубинные слои воды. Указанная закономерность отмечена и для других арктических акваторий (Жизнь ..., 1985; Венгер и др., 2016, 2022; Dvoretzky et al., 2022). Количество вирусов обратно связано с температурой и глубиной, что указывает на их преобладание в поверхностном слое. Скорее всего, это определяется большим количеством потенциальных хозяев (морских бактерий) в поверхностном слое, что косвенно подтверждается обратной зависимостью количества вирусов и прокариот от глубины, а также прямой корреляцией численности прокариот и вириопланктона. Другие компоненты микропланктона также могли оказывать влияние на распределение вирусов и прокариот в данный период. В частности, гетеротрофные жгутиковые и мелкие копеподы могли негативно влиять на количество микроорганизмов, выедавая их и конкурируя с ними за взвешенное и растворенное органическое вещество (Fenchel, 1988; Sherr et al., 2003).

Обобщая результаты проведенных исследований, можно заключить, что в зимний период глубина, соленость и температура воды оказывали существенное влияние на обилие гетеротрофных прокариот и вирусов. Однако в целом значимость характеристик водных масс в вертикальном распределении микробов была невелика. Роль биогенных элементов, чье распределение в большей степени ассоциировано с распределением водных масс, была менее значительной, чем в более продуктивные сезоны (весна и лето). Численность прокариот, отмеченная нами, была выше, чем в некоторых других арктических регионах (северная часть Баренцева и Карского морей), что свидетельствовало о более высоком продукционном потенциале прол. Фрама. По всей видимости, это обусловлено сильным влиянием теплых атлантических вод на планктон указанного района. Расширяя представления о микропланктоне арктических районов в период полярной ночи, наши данные свидетельствуют, что, несмотря на неблагоприятные условия (низкие температуры, недостаток света и малые концентрации биогенных элементов), обилие и биомасса прокариот и вирусов оставались значительными. Таким образом, можно заключить, что зимой в высокоширотных районах важную роль в поддержании функционирования сообществ морского планктона играют именно гетеротрофные микроорганизмы, в том числе прокариоты и вирусы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Мурманского морского биологического института (проект № 121091600105-4, 16.09.2021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Венгер М.П., Широколова Т.И., Макаревич П.Р., Водопьянова В.В. Вирусы в пелагиали Баренцева моря // Докл. РАН. 2012. Т. 446. № 3. С. 345–349.
- Венгер М.П., Копылов А.И., Заботкина Е.А., Макаревич П.Р. Влияние вирусов на бактериопланктон открытой и прибрежной части Баренцева моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 1. С. 19–26.
- Венгер М.П., Дворецкий В.Г., Максимовская Т.М. и др. Осенний бактериопланктон северо-восточной части Баренцева моря // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 6. С. 380–387.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. I. Баренцево море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продукции. Л.: Гидрометеоиздат. 1992. 182 с.
- ГОСТ 17.1.4.02–90. ВОДА. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a* // Государственный контроль качества воды. М.: ИПК Изд-во стандартов. 2001. С. 551–563.
- Дворецкий В.Г., Венгер М.П., Макаревич П.Р., Моисеев Д.В. Летний бактерио- и зоопланктон прибрежных вод архипелага Шпицберген // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 1. С. 82–85.
- Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР. 1985. С. 18–30.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А., Романова Н.Д. Вириопланктон Карского моря: влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 620–631.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А. и др. Вирио- и бактериопланктон в эстуарной зоне реки Обь и прилегающих районах шельфа Карского моря // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 118–127.
- Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 1997. 352 с.
- Широколова Т.И., Жичкин А.П., Венгер М.П. и др. Бактерии и вирусы свободной ото льда акватории Баренцева моря в период наступления полярной ночи // Докл. РАН. 2016. Т. 469. № 3. С. 383–387.
- Analysing ecological data. New York: Springer. 2007. 672 p.
- Arctic oceanography: Marginal ice zones and continental shelves. V. 49. Washington: American Geophysical Union. 1995. 288 p.

- Azam F., Fenchel T., Field J.D. et al.* The ecological role of water-column microbes in the sea // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1983. V. 10. P. 257–263.
- Berge J., Renaud P.E., Darnis G. et al.* In the dark: a review of ecosystem processes during the Arctic polar night // *Prog. Oceanogr.* 2015. V. 139. P. 258–271.
- Cardozo-Mino M.G., Fadeev E., Salman-Carvalho V., Boetius A.* Spatial distribution of Arctic bacterioplankton abundance is linked to distinct water masses and summertime phytoplankton bloom dynamics (Fram Strait, 79°N) // *Front. Microbiol.* 2021. V. 12. Art. 658803.
- Coveney M.F., Wetzel R.G.* Effects of nutrients on specific growth rate of bacterioplankton in oligotrophic lake water cultures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 58. P. 150–156.
- Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G.* Epiplankton in the Barents Sea: summer variations of mesozooplankton biomass, community structure and diversity // *Cont. Shelf Res.* 2013. V. 52. P. 1–11.
- Dvoretzky V.G., Venger M.P., Vashchenko A.V. et al.* Pelagic bacteria and viruses in a high Arctic region: environmental control in the autumn period // *Biology.* 2022. V. 11. Art. 845.
- Dvoretzky V.G., Vodopianova V.V., Bulavina A.S.* Effects of climate change on chlorophyll *a* in the Barents Sea: a long-term assessment // *Biology.* 2023. V. 12. Art. 119.
- Ecosystem Barents Sea.* Trondheim, Norway: Tapir Acad. Press. 2009. 587 p.
- Fadeev E., Salter I., Schourup-Kristensen V. et al.* Microbial communities in the east and west Fram Strait during sea ice melting season // *Front. Mar. Sci.* 2018. V. 5. Art. 429.
- Fenchel T.* Marine plankton food chains // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1988. V. 19. № 1. P. 19–38.
- Fuhrman J.A.* Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects // *Nature.* 1999. V. 399. № 6736. P. 541–548.
- Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H. et al.* Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden // *Prog. Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 182–231.
- Howard-Jones M.H., Ballard V.D., Allen A.E. et al.* Distribution of bacterial biomass and activity in the marginal ice zone of the central Barents Sea during summer // *J. Mar. Syst.* 2002. V. 38. P. 77–91.
- ICES.* Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR) // *ICES Sci. Rep.* 2022. V. 4. Issue 50. 235 p.
- Kopylov A.I., Zabolotkina E.A., Sazhin A.F. et al.* Structure of virioplankton and viral lysis of prokaryotes on the shelf of Siberian Arctic seas: impact of large river runoff // *Polar Biol.* 2022. V. 45. P. 1581–1596.
- Kirchman D.L.* Microbial ecology of the oceans. Hoboken, N. J.: John Wiley & Sons. 2008. 593 p.
- Legendre P., Legendre L.* Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 1998. 853 p.
- Morris D.P., Lewis W.M.* Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado // *Limnol. Oceanogr.* 1992. V. 37. P. 1179–1192.
- Müller O., Wilson B., Paulsen M.L. et al.* Spatiotemporal dynamics of ammonia-oxidizing Thaumarchaeota in distinct arctic water masses // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. Art. 24.
- Noble R.T., Fuhrman J.A.* Virus decay and its causes in coastal waters // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 77–83.
- Norland S.* The relationships between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Boca Raton: Lewis Publ. 1993. P. 303–308.
- Payet J.P., Suttle C.A.* Physical and biological correlates of virus dynamics in the southern Beaufort Sea and Amundsen Gulf // *J. Mar. Sys.* 2008. V. 74. P. 933–945.
- Porter K.G., Feig Y.S.* The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. P. 943–948.
- Randelhoff A., Reigstad M., Chierici M. et al.* Seasonality of the physical and biogeochemical hydrography in the inflow to the Arctic Ocean through Fram Strait // *Front. Mar. Sci.* 2018. V. 5. Art. 224.
- Sherr E.B., Sherr B.F., Wheeler P.A., Thompson K.* Temporal and spatial variation in stocks of autotrophic and heterotrophic microbes in the upper water column of the central Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. Part I.* 2003. V. 50. P. 557–571.
- Steward G.F., Fandino L.B., Hollibaugh J.T. et al.* Microbial biomass and viral infections of heterotrophic prokaryotes in the sub-surface layer of the central Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. Part I.* 2007. V. 54. P. 1744–1757.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R.* A practical handbook of seawater analysis // *J. Fish. Res. Board Can.* 1972. V. 167. P. 1–311.
- Sturluson M., Nielsen T.G., Wassmann P.* Bacterial abundance, biomass and production during spring blooms in the northern Barents Sea // *Deep-Sea Res. Part II.* 2008. V. 55. P. 2186–2198.
- Suttle C.A.* Marine viruses – major players in the global ecosystem // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. V. 5. № 10. P. 801–812.
- von Jackowski A., Becker K.W., Wietz M. et al.* Variations of microbial communities and substrate regimes in the eastern Fram Strait between summer and fall // *Environ. Microbiol.* 2022. V. 24. P. 4124–4136.
- Vrede K.* Regulation of bacterioplankton production and biomass in an oligotrophic clear-water lake – the importance of the phytoplankton community // *J. Plankton Res.* 1996. V. 18. P. 1009–1032.
- Wilson B., Müller O., Nordmann E.L. et al.* Changes in marine prokaryote composition with season and depth over an Arctic polar year // *Front. Mar. Sci.* 2017. V. 4. Art. 95.
- Wommack K.E., Colwell R.R.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2000. V. 64. P. 69–114.

Prokaryotic Plankton and Viruses in the Waters of the Fram Strait in the Winter Period

M. P. Venger^a, V. G. Dvoretsky^a, A. V. Vashchenko^a, T. G. Ishkulova^a,
T. M. Maksimovskaya^a, and V. V. Vodopyanova^a

^a*Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia*

New data have been obtained on the distribution of prokaryotic plankton and pelagic viruses in the Fram Strait (the Greenland Sea) during the polar night (late November). Three main types of water masses were present in the study area: surface polar, Atlantic, and transformed Atlantic. The content of mineral biogenic elements increased with depth. The concentration of chlorophyll *a* had low values (0.07–0.13 mg/m³). The abundance and biomass of prokaryotes varied from 286 000 to 675 000 cells/mL and from 2.7 to 11.7 mg C/m³, respectively. The composition of prokaryotic plankton was dominated by single small cells (more than 97% of the abundance and more than 68% of the biomass). The average cell volume was 0.034–0.096 µm³. The number of viruses varied from 724 000 to 3920 000 particles/mL, and the biomass varied from 0.040 to 0.216 µg C/m³. Against the background of local maxima in the abundance of prokaryotic plankton in the 0–25 m layer, the highest concentrations of viruses were noted in the surface layer. In the latitudinal distribution (from south to north), an increase in the number of viruses and prokaryotes was revealed. A close relationship between their abundance and biomass with hydrological parameters and phosphate content was established; the role of certain water masses in the vertical distribution of microbes was insignificant. The relatively high abundance of viruses and prokaryotes indicated their significant activity during the polar night.

Keywords: heterotrophic prokaryotic plankton, viroplankton, water masses, environmental impact, generalized linear models, Arctic

УДК 599.537;574.38;575.858

РАЗЛИЧИЯ В ПИТАНИИ РЕПРОДУКТИВНО ИЗОЛИРОВАННЫХ ЭКОТИПОВ КОСАТОК (*ORCINUS ORCA* LINNAEUS, 1758) В МОРЯХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2023 г. О. А. Филатова^{1,2,*} (ORCID: 0000-0003-1533-4807), И. Д. Федутин^{1,2} (ORCID: 0000-0001-9558-0922),
О. А. Белонович³ (ORCID: 0000-0002-6810-5023), Е. А. Борисова¹, Е. В. Волкова⁴ (ORCID: 0000-0003-1825-3391),
Т. В. Ивкович⁵ (ORCID: 0000-0001-9782-0440), М. Е. Исмаил^{1,6} (ORCID: 0009-0006-8389-9489),
И. Г. Мещерский⁷ (ORCID: 0000-0003-4739-3342), О. В. Титова⁷ (ORCID: 0000-0002-6329-7177),
С. В. Фомин⁸ (ORCID: 0000-0003-0107-1460), О. В. Шпак⁹ (ORCID: 0000-0002-1562-6319)

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

²Department of Biology, University of Southern Denmark, Odense, 5230 Denmark

³ФГБУ “Национальный парк “Командорские острова” им. С.В. Маракова,
Камчатский край, с. Никольское, 684500 Россия

⁴ФГБУ “Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник”
Камчатский край, Елизово, 684000 Россия

⁵Школа КИТ, Санкт-Петербург, 191123 Россия

⁶Faculty of Science, Port-Said University, 42526 Egypt

⁷Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

⁸Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

⁹Независимый исследователь, Харьков, Украина

*e-mail: alazorro@gmail.com

Поступила в редакцию 31.10.2022 г.

После доработки 30.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Проведен систематический анализ видового состава добычи косатки *Orcinus orca* Linnaeus, 1758. Обобщены результаты наблюдений за охотой косаток на разные виды добычи и данные анализа содержимого их желудков; видовая принадлежность жертв сопоставлена с принадлежностью хищников к R- или T-типу на основе генетического анализа. Показано, что косатки дальневосточных морей России имеют выраженную пищевую специализацию, которая коррелирует с гаплотипом контрольного региона митохондриальной ДНК. Косаток с гаплотипами NT1 и GAT, описанными ранее для плотоядных косаток T-типа из северо-восточной Пацифики (называемых также косатками Бигга), наблюдали охотящимися на морских млекопитающих, но не на рыбу. Косатки с гаплотипом SR, описанным ранее для рыбоядных косаток R-типа из северо-восточной Пацифики, охотились только на рыбу. Обнаружены два новых гаплотипа косаток T-типа; животных с этими гаплотипами наблюдали охотящимися на крупных усатых китов. Отмечена важность традиций и социального обучения в дифференциации экологических ниш у китообразных. Передающаяся от матери к детенышам специализация к охоте на определенную добычу позволяет косаткам разных экотипов избежать пищевой конкуренции и приобрести морфологические и поведенческие адаптации, облегчающие охоту на конкретный тип добычи.

Ключевые слова: китообразные, косатка, *Orcinus orca*, питание, экология, экологическая ниша, экологическая диверсификация, экотипы

DOI: 10.31857/S0134347523060037, EDN: HCZUKX

Хищники верхнего трофического уровня оказывают сильное влияние на экосистемы за счет каскадных эффектов (Pasc et al., 1999). Косатка *Orcinus orca* — хищник верхнего трофического

уровня в морских экосистемах. Ее рацион очень разнообразен: от 30-сантиметровой сельди (Similä et al., 1996) до 20-метрового синего кита (Totterdell et al., 2022). Однако для отдельных по-

пуляций или группировок характерна дифференциация экологической ниши, основанная на питании определенным типом добычи. Например, в северной части Тихого океана (Филатова и др., 2014; Ford et al., 1998; Saulitis et al., 2000) и в Антарктике (Pitman, Ensor, 2003) описаны отдельные популяции косаток, специализирующиеся на питании либо рыбой, либо морскими млекопитающими и птицами, тогда как в северной Атлантике в одной популяции могут встречаться рыбоядные группы и группы, в рацион которых входит как рыба, так и морские млекопитающие (Vongraven, Bisther, 2014; Jourdain et al., 2017; Samarra et al., 2018).

Для экотипов косаток северной части Тихого океана (R-типа, часто по традиции называемого резидентным, и T-типа, называемого транзитным или косаткой Бигга)¹ неоднократно показаны поведенческие, морфологические и генетические различия и доказана репродуктивная изоляция между экотипами, несмотря на их симпатричность на существенной части ареала (Филатова и др., 2014; Hoelzel, Dover, 1991; Hoelzel et al., 1998; Barrett-Lennard, 2000; Hoelzel et al., 2007; Morin et al., 2010; Parsons et al., 2013; Foote et al., 2016). Данные экотипы имеют существенные различия в морфологии (Baird, Stacey, 1988; Kotik et al., 2023), поведении (Morton, 1990), акустической коммуникации (Deecke et al., 2005), социальной структуре (Baird, Dill, 1996) и других аспектах биологии. В частности, недавнее исследование с помощью дронов показало, что косатки T-типа в среднем на 7% длиннее, чем косатки R-типа той же половозрастной категории (Kotik et al., 2023). Многие авторы предлагали выделить эти экотипы в разные подвиды или даже виды на основании морфологических, поведенческих и генетических различий (Baird, Stacey, 1988; Reeves et al., 2004; Morin et al., 2010).

Для российских вод показано наличие специфичных аллелей в микросателлитных локусах, которые характерны для косаток либо R-, либо T-типа (Филатова и др., 2014), что является однозначным свидетельством отсутствия потока генов между этими двумя формами. Пищевая специализация этих форм в российских водах описана на основе анализа стабильных изотопов, показавшего, что трофический уровень косаток T-типа в среднем выше, чем трофический уровень косаток R-типа (Филатова и др., 2014; Borisova et al., 2020), но систематический анализ видового состава до-

бычи косаток в морях Дальнего Востока России до сих пор не проводился.

Цели данной работы — оценить различия в питании косаток R- и T-типов по результатам прямых наблюдений и на основе анализа содержимого желудков, а также обобщить результаты наблюдений за охотой косаток на разные виды животных, сопоставляя видовую принадлежность жертвы с принадлежностью хищников к R- или T-типу на основе генетического анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные были собраны в ходе экспедиций в разные районы Дальнего Востока. Экспедиции на п-ов Камчатка, в Чукотский автономный округ, северную часть Охотского моря и на западное побережье о-ва Беринга (Командорские о-ва) проходили в рамках Дальневосточного проекта по косатке (FEROP); на Северном и Северо-западном лежбищах северных морских котиков на о-ве Беринга — в рамках экспедиции КамчатНИРО; в западной части Охотского моря — в рамках экспедиции Института проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН. В подавляющем большинстве случаев экспедиции базировались в полевом лагере на берегу, а выходы в море для исследования китообразных осуществлялись в светлое время суток на небольшой лодке (4–7 м) с подвесным мотором. Наблюдения за поеданием косатками останков малого полосатика в Карагинском заливе сделаны в ходе исследовательского рейса на 10-метровой яхте; за нападениями на ларгу в Тауйской губе наблюдали с 14-метрового катера.

Регистрация фактов охоты

Под охотой косаток на определенный вид добычи понимали успешную охоту с визуально зарегистрированным убийством жертвы и ее поеданием; наблюдение фрагментов поедаемой косатками добычи (куски мяса, жира, внутренности, чешуя) или обнаружение добычи в желудке косатки. Если косатки находились в непосредственной близости от морских млекопитающих или скоплений рыбы и совершали действия, похожие на охоту, но убийство и поедание жертвы не были достоверно зарегистрированы, то такие случаи не учитывались.

Генетический анализ

Пробы кожи косаток для генетического анализа отбирали методом дистанционной биопсии с помощью арбалета и плавающей стрелы с пробаторником. Полученные кусочки кожи сохраняли в 96% этаноле. Генетический анализ проводили в Кабинете методов молекулярной диагностики

¹ Названия “resident” и “transient” применительно к экотипам косаток северной части Тихого океана используются в западной литературе как устоявшиеся и не подразумевают наличия реальных различий в уровне резидентности этих форм, поэтому в своих публикациях мы перешли на использование обозначений R- и T-тип.

Института проблем экологии и эволюции им. Серверцова РАН. ДНК косаток выделяли с помощью набора Diatom DNA Prep (лаборатория Изоген, Россия). Для амплификации контрольного региона митохондриальной ДНК использовали пары праймеров L15926 (O’Corry-Crowe et al., 1997) + + beluga_Rlint (Meschersky et al., 2018) и beluga_intF2 [5’-AAATCACATAATATGCATGCTC-3’] + + MTCRr (Hoelzel, Green, 1998), ограничивающие два частично перекрывающихся между собой участка мтДНК длиной 416 и 734 п.н. соответственно. ДНК жертв косаток также выделяли с помощью набора Diatom DNA Prep и (в одном случае) с помощью набора QIAamp DNA Investigator Kit. Для амплификации контрольного региона митохондриальной ДНК усатых китов использовали праймеры MT4 и H00034 (LeDuc et al., 2002), ограничивающие фрагмент гена tRNA_Pro, длиной 65 п.н. и участок самого контрольного региона длиной 556 п.н. Видовую принадлежность кольчатой нерпы определяли по гену цитохрома-В митохондриальной ДНК. Для амплификации его фрагмента длиной 450 п.н. использовали праймеры L14724 и H15149 (Irwin et al., 1991). Терминирующую реакцию ставили с использованием набора BigDye Terminator v.3.1 с каждым из указанных праймеров. Нуклеотидные последовательности определяли на автоматическом анализаторе Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer. Выравнивание и совмещение последовательностей, а также сопоставление результирующей последовательности с вариантами, представленными в Генбанке, выполнены в программе BioEdit 7.0.5.3 (Hall, 1999) с визуальным контролем.

Определение вида рыбы по чешуе

Сразу после успешной охоты косаток на рыбу исследовательская лодка подходила к месту охоты, чтобы собрать плавающие на поверхности фрагменты добычи. В подавляющем большинстве случаев это была чешуя рыб, иногда также кусочки кожи, мускулов и других тканей. Чешуя тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) обладает видоспецифичными особенностями, которые можно использовать для идентификации вида (Mosher, 1969). В сомнительных случаях для подтверждения видовой принадлежности использовали генетические методы (Volkova et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В качестве добычи косаток зарегистрированы 10 видов морских млекопитающих: финвал *Balaenoptera physalis*, белокрылая морская свинья *Phocoenoides dalli*, малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata*, гренландский кит *Balaena mysticetus*, акиба *Pusa hispida*, ларга *Phoca largha*, лахтак *Erignathus barbatus*, сивуч *Eumetopias jubatus*, северный мор-

ской котик *Callorhinus ursinus* и калан *Enhydra lutris*; 5 видов рыб: кижуч *Oncorhynchus kisutch*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*, чавыча *O. tshawytscha* и северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, а также неопределенные до вида кальмары (табл. 1, рис. 1).

Чукотка

В прол. Сенявина на Чукотке несколько раз визуально наблюдали охоту косаток на неопределенную жертву под водой, после чего в воде оставались кровавые следы и фрагменты добычи. В одном случае из такого фрагмента удалось выделить ДНК и определить принадлежность добычи к виду кольчатая нерпа (акиба). Добывший ее одиночный самец косатки имел гаплотип NT1, номер в Генбанке DQ399075.1. Здесь и далее, если нет дополнительной ссылки, номера последовательностей в Генбанке даются по Zerbini et al. (2007), и все известные названия гаплотипов соответствуют Barrett-Lennard (2000).

п-ов Камчатка

В ходе долговременных наблюдений за косатками в Авачинском заливе (юго-восток п-ва Камчатка) неоднократно наблюдали охоту косаток как на рыбу (разные виды лосося *Oncorhynchus* sp. и северный одноперый терпуг), так и на морских млекопитающих: ларгу, малого полосатика и финвала.

Охотясь на лосося, косатки ныряли в разных направлениях и нередко в конце погони совершали “финальный бросок”, выпрыгивая из воды на большой скорости. При этом часто можно было увидеть рыбу, за которой гналась косатка. В отдельных случаях удавалось снять на видео, как косатка гонится за рыбой и затем поедает ее. После успешной охоты на лосося в воде оставалась отслоившаяся чешуя, по которой определяли видовую принадлежность рыб. В большинстве случаев это были кижуч ($N = 51$) или кета ($N = 18$), реже — нерка ($N = 7$) или чавыча ($N = 6$). Кроме того, неоднократно наблюдали охоту на северного одноперого терпуга в районах его нереста (мысы Опасный и Кекурный), когда рыба была видна сквозь воду, а в некоторых случаях обнаруживалась в пасти косатки (рис. 2). Все охотившиеся на рыбу косатки, у которых удалось взять биопсию ($N = 50$), имели гаплотип SR (номер в Генбанке DQ399077.1).

Охоту косаток на морских млекопитающих наблюдали также в Авачинском заливе и на севере п-ва Камчатка в Карагинском заливе. В Карагинском заливе обнаружили группу косаток, поедающих неопределенную крупную добычу, при этом в толще воды плавали крупные образцы (до 30×30 см) ткани жертвы. Из одного такого образца взяли

Таблица 1. Добыча косаток в дальневосточных морях России

Вид добычи	Метод определения добыча	Месяц, год	Регион	Н*
Финвал <i>Balaenoptera physalis</i>	Генетически	Август 2021	П-ов Камчатка, Авачинский залив	ЕКТ
Белокрылая морская свинья <i>Phocoenoides dalli</i>	Визуально	Июль 2013	Командорские о-ва, о-в Беринга	Нет
Малый полосатик <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Генетически	Август 2015	П-ов Камчатка, Карагинский залив	Нет
Малый полосатик <i>B. acutorostrata</i>	Визуально	Июль 2010	П-ов Камчатка, Авачинский залив	NT1
Малый полосатик <i>B. acutorostrata</i>	Визуально	Июнь 2017	П-ов Камчатка, Авачинский залив	Нет
Гренландский кит <i>Balaena mysticetus</i>	Визуально	Сентябрь 2015, август 2016	Охотское море, Ульбанский залив	OST
Акиба <i>Pusa hispida</i>	Генетически	Август 2017	Чукотский АО, прол. Сенявина	NT1
Акиба <i>P. hispida</i>	Визуально	Август 2013	Охотское море, Ульбанский залив	NT1
Ларга <i>Phoca largha</i>	Визуально	Июль 2016	Магаданская область, Тауйская губа	NT1
Ларга <i>P. largha</i>	Визуально	Июль 2021	П-ов Камчатка, Авачинский залив	NT1
Ларга <i>P. largha</i>	Визуально	Август 2022	П-ов Камчатка, Авачинский залив	Нет
Лактак <i>Erignathus barbatus</i>	Визуально	Июль 2011	Охотское море, Ульбанский залив	Нет
Калан <i>Enhydra lutris</i> , кальмары	Содержимое желудка (визуально)	Апрель 2020	Командорские о-ва, о-в Беринга	GAT
Сивуч <i>Eumetopias jubatus</i> , кальмары	Содержимое желудка (визуально)	Июнь 2021	Командорские о-ва, о-в Беринга	GAT
Северный морской котик <i>Callorhinus ursinus</i>	Визуально	Июль 2009, июнь—август 2011—2012, июль 2013—2014	Северное лежбище, о-в Беринга	Нет
Северный морской котик <i>C. ursinus</i>	Визуально	Июль 2015, 2019	Северо-западное лежбище, о-в Беринга	Нет
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> ($N = 51$)	Морфология чешуи	Август 2011—2018	П-ов Камчатка, Авачинский залив	SR
Кета <i>O. keta</i> ($N = 18$)	Морфология чешуи	Июль—август 2011—2018	П-ов Камчатка, Авачинский залив	SR
Нерка <i>O. nerka</i> ($N = 7$)	Морфология чешуи	Июль—август 2012, июль 2014, 2016	П-ов Камчатка, Авачинский залив	SR
Чавыча <i>O. tshawytscha</i> ($N = 6$)	Морфология чешуи	Август 2011—2014, 2016	П-ов Камчатка, Авачинский залив	SR
Северный одноперый терпуг <i>Pleurogrammus monopterygius</i>	Морфология чешуи	Июль 2012	П-ов Камчатка, Авачинский залив	SR
Северный одноперый терпуг <i>P. monopterygius</i>	Визуально	Август 2007—2009, август 2019	П-ов Камчатка, Авачинский залив	SR

* Н — гаплотип контрольного региона митохондриальной ДНК косаток.

пробу для генетического анализа, позволившего выяснить, что добычей был кит малый полосатик. Пробу биопсии у косаток в этом случае, к сожалению, взять не удалось.

Охоту на малого полосатика наблюдали в Авачинском заливе дважды. В 2010 г. вид добычи

установлен визуально по отснятым и собранным частям тела убитого кита; гаплотип косаток был определен как NT1. В 2017 г. охоту удалось наблюдать целиком: косатки таранили и топили кита, затем одна из них вырвала ему язык, и в конце кита разорвали на части. Взять пробу биопсии у этих

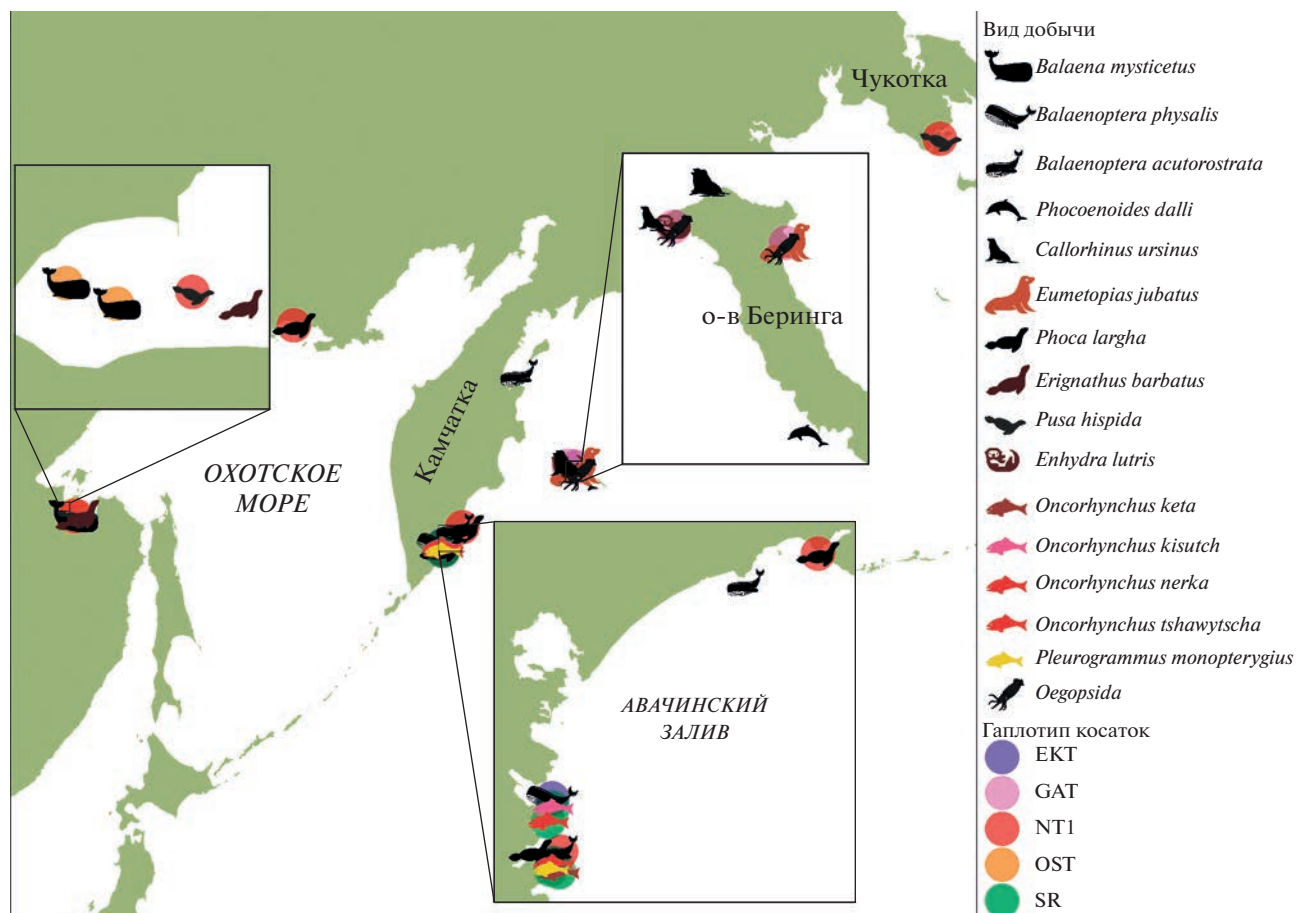


Рис. 1. Карта мест охоты косаток на разные виды добычи (показаны значками) в дальневосточных морях России. Гаплотип косаток, если он был определен, обозначен цветным полупрозрачным кругом.

косаток не удалось. В Авачинском заливе наблюдали охоту и на значительно более крупного усатого кита – финвала. При этом изначально охоту на кита наблюдали с туристических катеров, к моменту прибытия исследовательской лодки мертвый финвал уже был затоплен, а косатки поедали куски жира и мяса. Вид кита определили генетически по пробе одного из образцов ткани. Гаплотип этих косаток ранее не был описан и отличался на одну замену от гаплотипа GAT2 (номер в Генбанке DQ399080) из северо-восточной части Тихого океана. Этот новый гаплотип получил название EKT и загружен в GenBank под номером OP729197.

В Авачинском заливе несколько раз наблюдали охоту косаток на ларгу. В июле 2021 г. косатки ныряли в разные стороны в полосе прибора немного южнее мыса Шипунского. Самца, прошедшего мимо лодки с добычей в пасти, сфотографировали. Гаплотип этих косаток определен как NT1. В августе 2022 г. охоту на ларгу дважды наблюдали в районе б. Русская. Косатки начинали крутиться на одном месте. В первом случае в один

из таких моментов удалось сфотографировать добычу, а во втором увидеть объект охоты удалось только благодаря съемке с дрона (рис. 26). Косатки несколько раз хватали ларгу за задние лапы, ныряли с ней, а затем отпускали. В группе присутствовал детеныш, который также участвовал в охоте. Момент гибели ларги снять не удалось. Косатки таскали останки ларги и делили их между собой.

Индивидуальная идентификация косаток по фотографиям показала, что охотившиеся на рыбу семьи косаток с гаплотипом SR никогда не взаимодействовали с группами косаток, охотившихся на морских млекопитающих и имевших гаплотипы NT1 и EKT.

Командорские острова

На Командорских о-вах визуально наблюдать охоту на рыбу не удалось, однако неоднократно отмечали случаи, когда косатки, имевшие гаплотип SR, на 3–4 мин ныряли на глубину, издавая при этом большое количество эхолокационных



Рис. 2. Фотографии охот косаток на разные виды добычи. а — северный одноперый терпуг; б — ларга; в, д — лосось; г — малый полосатик; е — северный морской котик.

шелчков, что могло свидетельствовать об охоте на рыбу (морских млекопитающих при этом поблизости не наблюдалось).

В этом регионе визуально отмечена охота косаток на белокрылую морскую свинью и на северного морского котика. Охоту на белокрылую морскую свинью наблюдали у западного побережья о-ва Беринга напротив б. Лисинская. Во время охоты косатка атаковала морскую свинью снизу, полностью вылетая вертикально из воды. Затем две косатки совместно поедали добычу, сняв кожу с жировым слоем (даже мелон был аккуратно выкушен из головы) и выдрав позвоночник с ребрами и плотью. Голову и внутренности не поедали. Собрав остатки трапезы косаток, мы опреде-

лили, что морская свинья была молодой, так как ее зубы едва показались из десен.

Напротив Северного и Северо-западного лежбищ северного морского котика неоднократно наблюдали охоту косаток на этих млекопитающих. Косатки подбрасывали морских котиков в воздух ударами хвоста, что зафиксировано на фотографиях (рис. 2е). К сожалению, пробы биопсии ни у этих косаток, ни у группы, охотившейся на белокрылую морскую свинью, взять не удалось. Интересно, что по результатам фотоидентификации только три из 24 косаток, идентифицированных возле Северного и Северо-Западного лежбищ, повторно встречены у юго-западного побережья о-ва Беринга, хотя там, в общей сложности, были определены 18 косаток Т-типа.

У двух косаток, найденных мертвыми на побережье о-ва Беринга, исследовано содержимое желудков. В желудке косатки, обнаруженной в апреле 2020 г. недалеко от мыса Западный, найдены останки шести каланов (еще один калан застрял в пищевode), а также клювы и глаза кальмаров (подробнее об этом случае см. Fomin et al. (2023)). В кишечнике косатки, обнаруженной в б. Столбовая в июне 2021 г., найдены клювы кальмаров и шерсть сивуча (видовая принадлежность определена по окраске шерсти). Обе косатки имели гаплотип GAT (номер в Генбанке DQ399081.1).

Охотское море

В северной и западной частях прибрежной зоны Охотского моря косатки охотились только на морских млекопитающих: акибу, ларгу, лахтака и гренландского кита. Достоверной охоты на рыбу не наблюдали.

Охоту на ларгу наблюдали в центральной части Тауйской губы недалеко от берега напротив длинной песчаной косы. Косатка схватила плававшую возле исследовательской лодки ларгу и утащила ее под воду, где разорвала жертву на куски.

Охоту на акибу, лахтака и гренландского кита наблюдали в Ульбанском заливе. При наблюдениях охоты на акибу и лахтака, косаток заметили, когда оба животных уже были убиты и разорваны на части. Их видовую принадлежность удалось определить по окраске шкуры (акиба) и форме головы (лахтак). Во время атак на гренландских китов косатки таранили жертву и пытались ее утопить.

Косатки, охотившиеся на ластоногих, имели гаплотип NT1, а охотившиеся на гренландских китов — гаплотип, не описанный в северо-восточной части Тихого океана и отличавшийся от гаплотипа NT1 на одну замену (он получил название OST и загружен в GenBank под номером OP729198). Отмечено, что при поедании убитого гренландского кита группа добывших кита косаток с гаплотипом OST взаимодействовала с подошедшей позже группой косаток с гаплотипом NT1. Модальность этих взаимодействий до конца не ясна: при появлении чужаков косатки-китобои сначала быстро двинулись им навстречу, но “чужие” прошли место кормежки, и “хозяева” вернулись к киту, затем “чужие” также подошли к месту, где находилась туша кита. Через некоторое время между группой, добывшей кита, и подошедшими особями, наблюдались активные социальные взаимодействия, в том числе плавание брюхом к брюху, что в некоторых случаях интерпретируется как попытка спаривания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Специализация является одним из главных направлений биологической эволюции (Северцов, 1987). Мы показали, что косатки, обитающие в дальневосточных морях России, имеют выраженную специализацию по пищевым предпочтениям, которая коррелирует с гаплотипом контрольного региона митохондриальной ДНК. Косаток с гаплотипами NT1 и GAT, описанными ранее для плотоядных косаток Т-типа из северо-восточной Пацифики (называемых также косатками Бигга), наблюдали охотящимися на морских млекопитающих, но не на рыбу. Напротив, косаток с гаплотипом SR, описанным ранее для рыбоядных косаток R-типа из того же района, наблюдали охотящимися только на рыбу. Кроме того, мы обнаружили два новых гаплотипа (в Авачинском заливе и в Охотском море), близких к известным гаплотипам плотоядных косаток Т-типа; животные с этими гаплотипами охотились на крупных усатых китов (финвала и гренландского).

В предыдущих работах, посвященных изучению питания косаток в дальневосточных морях России, доказательством охоты на определенную добычу нередко считался сам факт нахождения косаток в непосредственной близости от морских млекопитающих или скоплений рыбы (например, Томилин, 1957; Болтнев и др., 2017). Это породило ошибочное мнение, что косатки дальневосточных морей не имеют определенной пищевой специализации и свободно переходят от питания рыбой к питанию морскими млекопитающими. Такие сообщения, как правило, опирались на экспертные оценки наблюдателей, которые, например, наблюдали косаток в устье нерестовой реки, где в это время присутствовали скопления лосося и тюлени, и из этого следовал вывод, что косатки охотятся и на тех, и на других. Мы не наблюдали ни одного факта питания одних и тех же косаток и рыбой, и морскими млекопитающими. При этом показано, что в диету плотоядных косаток входят головоногие моллюски, так как клювы и глаза кальмаров были найдены нами в желудках косаток вместе с останками каланов и сивучей. В литературе также неоднократно описаны подобные случаи (Rice, 1968; Yamada et al., 2007; Hanson, Walker, 2014).

Согласно литературным данным, в водах Чукотки косатки могут нападать на серого кита *Eschrichtius robustus*, белуху *Delphinapterus leucas*, моржа *Odobenus rosmarus* (см. Крюкова и др., 2012; Melnikov, Zagrebin, 2005), у побережья о-ва Сахалин — на ларгу (Бобков и др., 2015), в водах о-ва Медный они охотились на морских котиков (Мамаев, Бурканов, 2006; Рязанов и др., 2011), а в Охотском море объедали палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* с ярусов (Корнев и др., 2014; Belonovich et al., 2021). Однако не описано ни одного

достоверного случая, когда в северной части Тихого океана одни и те же косатки добывали и поедали и рыбу, и морских млекопитающих, как не отмечено случаев одновременного обнаружения в их желудках останков рыб и морских млекопитающих. Например, Зенкович (1938) упоминает только наличие останков дельфинов и морских котиков в желудке косатки у о-вов Прибылова и останков моржей и лахтакров в желудках двух косаток в Анадырском заливе. Томилин (1957) также не упоминает об одновременном присутствии в желудке косаток северной Пацифики рыб и морских млекопитающих. Иванова (1961) и Бетешева (1961) обнаружили в желудках 21 косатки из района Курильских о-вов только фрагменты кальмаров и рыб.

Японские исследователи представили отчет о содержимом желудков тихоокеанских косаток, проанализировав 364 желудка косаток, добытых в ходе китобойного промысла в Японии в 1948–1957 гг. (Nishiwaki, Handa, 1958). К сожалению, в этой работе приводятся только общие сведения о видовом составе добычи, и нет данных по содержанию отдельных желудков, поэтому неясно, были ли обнаружены останки рыб и морских млекопитающих в одних и тех же желудках. На основании данных о длине животных и содержимом желудков высказано предположение, что молодые косатки могут питаться рыбой или кальмарами, а более взрослые — дельфинами или любой другой добычей (Nishiwaki, Handa, 1958). Однако приведенный в этом отчете рисунок (рис. 6) указывает на небольшой объем выборки (желудки всего семи особей косаток длиной менее 4,3 м), что может объяснять отсутствие среди добычи тюленей, которых было немного и в желудках косаток других размерных категорий, питавшихся в том числе и дельфинами. Доли разных типов добычи в желудках более крупных молодых животных существенно отличались от содержимого желудков взрослых косаток.

Нам известна единственная работа, в которой упоминается одновременное присутствие останков рыб и морских млекопитающих в желудке северо-тихоокеанской косатки (Hanson, Walker, 2014). В желудках косаток из северо-восточной части Тихого океана эти авторы обнаружили только останки кальмаров и морских млекопитающих, и лишь в желудке одной, убитой в 1988 г. в водах Японии косатки найдены кальмары, три вида рыб и останки белокрылой морской свиньи. Возможно, в японских водах действительно существует экотип, диета которого включает и рыб, и морских млекопитающих. Однако, учитывая, что содержимое желудка было собрано инспектором-наблюдателем на промысле за 26 лет до публикации и переслано из Японии в США одному из авторов, к этим данным следует относиться с осторожностью. Известно, что желудки косаток,

затертых льдами в водах северной Японии, содержали только останки тюленей и кальмаров (Yamada et al., 2007).

В результатах исследований, проведенных в северо-восточной части Тихого океана, также нет упоминаний об одновременном присутствии останков рыб и морских млекопитающих в желудке одной и той же косатки. Анализ желудков восьми косаток с Аляски и из Калифорнии показал, что два из них содержали только останки рыб, а шесть — лишь останки морских млекопитающих и кальмаров (Rice, 1968). При исследовании содержимого желудков 14 косаток, найденных мертвыми на побережье Британской Колумбии с 1973 по 1989 гг., в восьми желудках обнаружены останки рыб, а в трех — останки морских млекопитающих (Ford et al., 1998). С 1990 по 2001 гг. на побережье Аляски обнаружены 12 косаток, содержимое желудков которых также описано (Heise et al., 2003). Один из желудков был пуст, в семи содержались останки морских млекопитающих, рыба в них не обнаружена. В одном желудке найдены клювы головоногих моллюсков и кайра, в остальных — обнаружены останки рыб и несъедобные предметы. В желудке косатки, найденной на Аляске в 2003 г., идентифицированы останки калана, обыкновенного тюленя, речной выдры, морских птиц и осьминога, а также камни, раковины моллюсков и водоросли (Vos et al., 2006). Останки рыб в желудке не обнаружены.

Корреляция между пищевыми предпочтениями косаток и гаплотипом митохондриальной ДНК указывает на то, что навыки охоты на определенную добычу передаются по материнской линии. Поскольку митохондриальная ДНК передается потомкам только через яйцеклетку, но не через сперматозоид, то и гаплотипы митохондриальной ДНК наследуются по материнской линии. Известно, что семьи косаток основаны на родстве по материнской линии. У косаток R-типа социальная структура исключительно стабильна — детеныши обоих полов всю жизнь остаются в материнской группе (Bigg et al., 1990; Ivkovich et al., 2010). У косаток T-типа состав групп более пластичен, однако детеныши также остаются с матерью как минимум до достижения 10–15 лет (Baird, Dill, 1996). Охотничьи навыки детеныши косаток перенимают от матери и других членов своей семьи (Guinet, 1991). Это способствует дифференциации экологической ниши, когда часть обитающих в определенном регионе косаток питается одним типом добычи, а часть — другим.

Дифференциация экологической ниши приводит к снижению конкуренции. Кроме того, специализация на определенном типе добычи позволяет охотиться более эффективно, так как для охоты на морских млекопитающих и рыбу необходимы противоположные морфологические и

поведенческие адаптации. Плотоядным косаткам выгоднее быть более крупными и плотно сложенными, а рыбады — более легкими и маневренными. Показано, что плотоядные косатки Британской Колумбии и штата Вашингтон имели более широкую голову и в среднем были длиннее, чем обитающие в том же районе рыбады (Kotik et al., 2023). Различия в социальной структуре и поведении также связывают с типом добычи. Плотоядные косатки молчаливы и чаще держатся небольшими группами, которые жертве сложнее заметить, и лишь иногда собираются большими скоплениями для охоты на крупных китов или социального поведения. Рыбады косатки передвигаются большими семьями и часто кричат, так как рыбы не в состоянии оценить присутствие хищников по этим признакам (Baird, Dill, 1996). В северной Атлантике разделение косаток по пищевым предпочтениям проходит не на межпопуляционном уровне, как в Тихом океане, а внутри популяций. Однако семьи, которые регулярно охотятся на тюленей, демонстрируют те же поведенческие особенности, что и тихоокеанские косатки Т-типа: передвигаются молча и небольшими группами (Jourdain et al., 2017).

Определенный уровень экологической диверсификации существует, по-видимому, и внутри экотипов. В частности, мы обнаружили, что группа косаток-“китобоев”, которых неоднократно наблюдали охотившимися на гренландских китов в Ульбанском заливе, имела отдельный гаплотип контрольного региона митохондриальной ДНК — OST, не зарегистрированный в северо-восточной части Тихого океана и описанный ранее нашей группой в рамках работы по анализу географического распределения гаплотипов полных митохондриальных геномов косаток Тихого океана (Filatova et al., 2018, номер в Генбанке MN062792). При этом косатки с гаплотипом OST свободно взаимодействовали с другими косатками Т-типа с распространенным гаплотипом NT1 и, очевидно, принадлежали к одной с ними популяции. По-видимому, склонность к охоте на китов в данном случае совпала с отличающимся от других косаток в популяции гаплотипом и независимо, но параллельно с ним, передавалась по материнской линии (гаплотип — генетически, а традиция охоты — путем социального обучения).

Интересен также факт обнаружения косаток с гаплотипом GAT на Командорских о-вах. Согласно результатам нашего анализа биопсий и данным Парсонс с соавторами (Parsons et al., 2013), ранее в этом районе встречались только косатки с гаплотипом NT3 (номер в Генбанке GU187157), а гаплотип GAT встречался преимущественно на восточных Алеутских о-вах, в заливе Аляска и на центральных Алеутах. Две косатки с этим гаплотипом были найдены выброшенными на берег о-ва Беринга в весенний период, в их желудках

обнаружены останки морских млекопитающих и кальмаров. Возможно, такое различие связано с сезонностью присутствия косаток разных матрилий: косатки с гаплотипом NT3 нагуливались в водах Командорских о-вов в летний период, когда проходил наш полевой сезон, а группы с гаплотипом GAT посещали этот район весной.

В целом, наша работа иллюстрирует важность традиций и социального обучения в дифференциации экологических ниш у китообразных. Передающаяся от матери к детенышам специализация к охоте на определенную добычу позволяет косаткам разных экотипов избежать пищевой конкуренции и приобрести морфологические и поведенческие адаптации, облегчающие охоту на конкретный тип животных. По-видимому, такая специализация адаптивна лишь в тех случаях, когда биомасса добычи каждого типа достаточно высока, поэтому она описана только в продуктивных водах высоких широт (северная часть Тихого океана и Антарктика, в меньшей степени северная Атлантика). В то же время в других районах, особенно в тропических и субтропических водах, косатки нередко потребляют и рыбу, и морских млекопитающих, не формируя определенной пищевой специализации (de Bruyn et al., 2013). Наличие пищевой специализации у косаток дальневосточных морей России необходимо учитывать при разработке мер охраны и устойчивого использования их популяций, а также при расчете потребляемой ими биомассы разных типов добычи в моделях морских трофических сетей.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Прижизненное взятие проб кожи и подкожного жира методом дистанционной биопсии не наносило вреда здоровью косаток, так как все манипуляции осуществляли квалифицированные специалисты по стандартной методике, апробированной многолетними исследованиями. В ходе работ особое внимание уделяли минимизации беспокойства животных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 22-24-00002. Исследования Мохамеда Исмаила поддерживаются грантом [Mission 2019] по совместной программе Арабской Республики Египет и Российской Федерации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам национального парка “Берингия” за техническую поддержку исследований, а также руководству и сотрудникам заповедника “Командорский”; часть исследований проводилась на территориях этих ООПТ по совместным научным программам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетешева Е.И. Питание промысловых китов Прикурльского района // Китообразные дальневосточных морей: Тр. Ин-та морфологии животных им. А.М. Северцова. 1961. Т. 34. С. 7–12.
- Бобков А.В., Стародымов С.П., Иваненко С.Ю. Нападения косаток на морских млекопитающих у северо-восточного побережья острова Сахалин // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам VIII международной конференции. 2015. Т. 1. С. 61–70.
- Болтнев А.И., Жариков К.А., Сомов А.Г., Сальман А.Л. Спутниковое слежение за косатками в Охотском море в летне-осенний период 2015 г. // Тр. ВНИРО. 2017. Т. 168. С. 62–73.
- Зенкович Б.А. О косатке или ките-убийце (*Grampus orca* Lin.) // Природа. 1938. Т. 4. С. 109–112.
- Иванова Е.И. О тихоокеанской косатке (*Orcinus orca* L.) // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.М. Северцова АН СССР. 1961. Т. 34. С. 205–215.
- Корнев С.И., Белонович О.А., Никулин С.В. Косатки (*Orcinus orca*) и промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 2014. Т. 34. С. 3550–3561.
- Крюкова Н.В., Крученкова Е.П., Иванов Д.И. Охота косаток (*Orcinus orca*) на моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) в районе косы Рэткын, Чукотка // Зоол. журнал. 2012. Т. 91. С. 734–734.
- Мамаев Е.Г., Бурканов В.Н. Косатки (*Orcinus orca*) и северные морские котики (*Callorhinus ursinus*) Командорских о-вов: формирование пищевой специализации? // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам IV международной конференции. 2006. С. 347–351.
- Рязанов С.Д., Мамаев Е.Г., Бородавкина М.В. и др. Наблюдения за активностью хищных косаток *Orcinus orca* в районе о. Медного (Командорские острова) в 2011 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Тезисы докладов XII международной научной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения С.П. Крашенинникова. 2011. С. 261–263.
- Северцов А.С. Основы теории эволюции // М.: Изд-во МГУ. 1987. 320 с.
- Томилини А.Г. Китообразные, род косатки // Звери СССР и прилежащих стран. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР. 1957. С. 643–665.
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шпак О.В. и др. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоол. журнал. 2014. Т. 93. С. 1345–1353.
- Baird R.W., Dill L.M. Ecological and social determinants of group size in transient killer whales // Behav. Ecol. 1996. V. 7. P. 408–416.
- Baird R.W., Stacey P.J. Variation in saddle patch pigmentation in populations of killer whales (*Orcinus orca*) from British Columbia, Alaska, and Washington State // Can. J. Zool. 1988. V. 66. P. 2582–2585.
- Barrett-Lennard L.G. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis // Ph.D. Diss. Univ. of British Columbia. Vancouver, British Columbia. 2000.
- Belonovich O.A., Agafonov S.V., Matveev A.A., Kalugin A.A. Killer whale (*Orcinus orca*) depredation on longline groundfish fisheries in the northwestern Pacific // Polar Biol. 2021. V. 44. P. 2235–2242.
- Bigg M.A., Olesiuk P.F., Ellis C.M. et al. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Rep. Int. Whaling Comm. 1990. Spec. issue 12. P. 383–405.
- Borisova E.A., Filatova O.A., Fedutin I.D. et al. Ecotype and geographical variation in carbon and nitrogen stable isotope values in western North Pacific killer whales (*Orcinus orca*) // Mar. Mamm. Sci. 2020. V. 36. P. 925–938.
- de Bruyn P.J.N., Tosh C.A., Terauds A. Killer whale ecotypes: is there a global model? // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 2013. V. 88. P. 62–80.
- Deecke V.B., Ford J.K., Slater P.J. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: communicating with costly calls // Anim. Behav. 2005. V. 69. P. 395–405.
- Filatova O.A., Borisova E.A., Meschersky I.G. et al. Colonizing the wild west: low diversity of complete mitochondrial genomes in western North Pacific killer whales suggests a founder effect // J. Hered. 2018. V. 109. P. 735–743.
- Fomin S.V., Fedutin I.D., Borisova E.A. et al. Sea otters (*Enhydra lutris*) found in stomach of a stranded killer whale (*Orcinus orca*) in the Commander Islands, Western North Pacific // Aquat. Mamm. 2023. V. 49. P. 462–467.
- Foote A.D., Vijay N., Ávila-Arcos M.C. et al. Genome-culture coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes // Nat. Commun. 2016. V. 7. Art. № 11693.
- Ford J.K., Ellis G.M., Barrett-Lennard L.G. et al. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 1456–1471.
- Guinet C. Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales (*Orcinus orca*) // Can. J. Zool. 1991. V. 69. P. 2712–2716.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser 1999. V. 41. P. 95–98.
- Hanson M.B., Walker W.A. Trans-Pacific consumption of cephalopods by North Pacific killer whales (*Orcinus orca*) // Aquat. Mamm. 2014. V. 40. P. 274–284.
- Heise K., Barrett-Lennard L.G., Saulitis E. et al. Examining the evidence for killer whale predation on Steller sea li-

- ons in British Columbia and Alaska // *Aquat. Mamm.* 2003. V. 29. P. 325–334.
- Hoelzel A.R., Dahlheim M., Stern S.J. Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the eastern North Pacific and genetic differentiation between foraging specialists // *J. Hered.* 1998. V. 89. P. 121–128.
- Hoelzel A.R., Dover G.A. Genetic differentiation between sympatric killer whale populations // *J. Hered.* 1991. V. 66. P. 191–195.
- Hoelzel A.R., Green A. PCR protocols and population analysis by direct DNA sequencing and PCR-based DNA fingerprinting // *Molecular genetic analysis of populations, a practical approach*: 2nd ed. 1998. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 201–235.
- Hoelzel A.R., Hey J., Dahlheim M.E. et al. Evolution of population structure in a highly social top predator, the killer whale // *Mol. Biol. Evol.* 2007. V. 24. P. 1407–1415.
- Irwin D.M., Kocher T.D., Wilson A.C. Evolution of the cytochrome b gene of mammals // *J. Mol. Evol.* 1991. V. 32. P. 128–144.
- Ivkovich T.V., Filatova O.A., Burdin A.M. et al. The social organization of resident-type killer whales (*Orcinus orca*) in Avacha Gulf, Northwest Pacific, as revealed through association patterns and acoustic similarity // *Mamm. Biol.* 2010. V. 75. P. 198–210.
- Jourdain E., Vongraven D., Bisther A., Karoliussen R. First longitudinal study of seal-feeding killer whales (*Orcinus orca*) in Norwegian coastal waters // *PLoS One*. 2017. V. 12. e0180099.
- Kotik C., Durban J.W., Fearnbach H., Barrett-Lennard L.G. Morphometrics of mammal-eating killer whales from drone photogrammetry, with comparison to sympatric fish-eating killer whales in the eastern North Pacific // *Mar. Mamm. Sci.* 2023. V. 39. P. 42–58.
- LeDuc R.G., Weller D.W., Hyde J. et al. Genetic differences between western and eastern gray whales (*Eschrichtius robustus*) // *J. Cetacean Res. Manag.* 2002. V. 4. P. 1–5.
- Melnikov V.V., Zagrebina I.A. Killer whale predation in coastal waters of the Chukotka Peninsula // *Mar. Mamm. Sci.* 2005. V. 21. P. 550–556.
- Meschersky I.G., Chernetsky A.D., Krasnova V.V. et al. Mitochondrial lineages of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the Russian Arctic // *Biol. Bull.* 2018. V. 45. P. 147–154.
- Morin P.A., Archer F.I., Foote A.D. et al. Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species // *Genome Res.* 2010. V. 20. P. 908–916.
- Morton A.B. A quantitative comparison of the behavior of resident and transient forms of the killer whale off the central British Columbia coast // *Rep. Int. Whaling Comm.* 1990. Spec. issue 12. P. 245–248.
- Mosher K.H. Identification of Pacific salmon and steelhead trout by scale characteristics // *U.S. Bur. Commer. Fish. Circ.* 317. 1969.
- Nishiwaki M., Handa C. Killer whales caught in the coastal waters of Japan for recent 10 years // *Sci. Rep. Whales Res. Inst. (Tokyo)*. 1958. V. 13. P. 53–83.
- O’Corry-Crowe G.M., Suydam R.S., Rosenberg A. et al. Phylogeography, population structure and dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the western Nearctic revealed by mitochondrial DNA // *Mol. Ecol.* 1997. V. 6. P. 955–970.
- Pace M.L., Cole J.J., Carpenter S.R., Kitchell J.F. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems // *Trends Ecol. Evol.* 1999. V. 14. P. 483–488.
- Parsons K.M., Durban J.W., Burdin A.M. et al. Geographic patterns of genetic differentiation among killer whales in the northern North Pacific // *J. Hered.* 2013. V. 104. P. 737–754.
- Pitman R.L., Ensor P. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters // *J. Cetacean Res. Manag.* 2003. V. 5. P. 131–140.
- Reeves R.R., Perrin W.F., Taylor B.L. et al. Report of the workshop on shortcomings of cetacean taxonomy in relation to needs of conservation and management; April 30–May 2, 2004, La Jolla, California. 2004.
- Rice D.W. Stomach contents and feeding behaviour of killer whales in the eastern North Pacific // *Nor. Hvalfangst-Tid.* 1968. V. 57. P. 35–38.
- Samarra F.I., Bassoi M., Béseau J. et al. Prey of killer whales (*Orcinus orca*) in Iceland // *PloS One*. 2018. V. 13. e0207287.
- Saulitis E., Matkin C., Barrett-Lennard L. et al. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska // *Mar. Mamm. Sci.* 2000. V. 16. P. 94–109.
- Similä T., Holst J.C., Christensen I. Occurrence and diet of killer whales in northern Norway: seasonal patterns relative to the distribution and abundance of Norwegian spring-spawning herring // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. V. 53. P. 769–779.
- Totterdell J.A., Wellard R., Reeves I.M. et al. The first three records of killer whales (*Orcinus orca*) killing and eating blue whales (*Balaenoptera musculus*) // *Mar. Mamm. Sci.* 2022. V. 38. P. 1286–1301.
- Volkova E.V., Ivkovich T.V., Shitova M.V. et al. The summer diet of fish-eating killer whales in Avacha Gulf of Kamchatka: are there any preferences? // *Mamm. Biol.* 2019. V. 97. P. 72–79.
- Vongraven D., Bisther A. Prey switching by killer whales in the north-east Atlantic: observational evidence and experimental insights // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2014. V. 94. P. 1357–1365.
- Vos D.J., Quakenbush L.T., Mahoney B.A. Documentation of sea otters and birds as prey for killer whales // *Mar. Mamm. Sci.* 2006. V. 22. P. 201–205.
- Yamada T.K., Uni Y., Amano M. et al. Biological indices obtained from a pod of killer whales entrapped by sea ice off northern Japan // *Pap. IWC Sci. Comm. Meet. Anchorage, Alaska*. 2007. 15 p.
- Zerbini A.N., Waite J.M., Durban J.W. et al. Estimating abundance of killer whales in the nearshore waters of the Gulf of Alaska and Aleutian Islands using line-transect sampling // *Mar. Biol.* 2007. V. 150. P. 1033–1045.

Differences in the Diet of Reproductively Isolated Ecotypes of Killer Whales (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) in the Seas of the Russian Far East

O. A. Filatova^{a, b}, I. D. Fedutin^{a, b}, O. A. Belonovich^c, E. A. Borisova^a, E. V. Volkova^d, T. V. Ivkovich^e, M. E. Ismail^{a, f}, I. G. Meschersky^g, O. V. Titova^g, S. V. Fomin^h, and O. V. Shpakⁱ

^aBiological Faculty of the Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

^bDepartment of Biology, University of Southern Denmark, Odense, 5230 Denmark

^cFSBI "National Park Commander Islands named after S.V. Marakov", Kamchatka Territory, Nikolskoye community, 684500 Russia

^dFSBI "Kronotsky State Natural Biosphere Reserve", Kamchatka Territory, Yelizovo, 684000 Russia

^eKIT School, St. Petersburg, 191123 Russia

^fFaculty of Science, Port-Said University, 42526 Egypt

^gSevertsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, 119071 Russia

^hKamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia

ⁱIndependent researcher, Kharkiv, Ukraine

A systematic analysis of the species composition of the prey of killer whale *Orcinus orca* Linnaeus, 1758 was carried out. The results of observations of killer whales hunting for different types of prey and the data from an analysis of the contents of their stomachs were summarized; the species affiliation of the prey was compared with the affiliation of predators to the R- or T-type based on a genetic analysis. It has been shown that killer whales of the Far Eastern seas of Russia have a pronounced foraging specialization, which correlates with the haplotype of the mitochondrial DNA control region. Killer whales with the NT1 and GAT haplotypes previously described for mammal-eating T-type killer whales from the northeast Pacific (also called Bigg's killer whales) have been observed preying on marine mammals but not on fish. Killer whales with the SR haplotype, previously described for fish-eating R-type killer whales from the northeastern Pacific, preyed only on fish. Two new T-type killer whale haplotypes have been discovered; animals with these haplotypes have been observed preying on large baleen whales. The importance of traditions and social learning in the differentiation of ecological niches in cetaceans has been noted. The specialization to hunt certain prey transmitted from mother to calves allows killer whales of different ecotypes to avoid food competition and acquire morphological and behavioral adaptations that facilitate hunting for a particular type of prey.

Keywords: cetaceans, killer whale, *Orcinus orca*, nutrition, ecology, ecological niche, ecological diversification, ecotypes